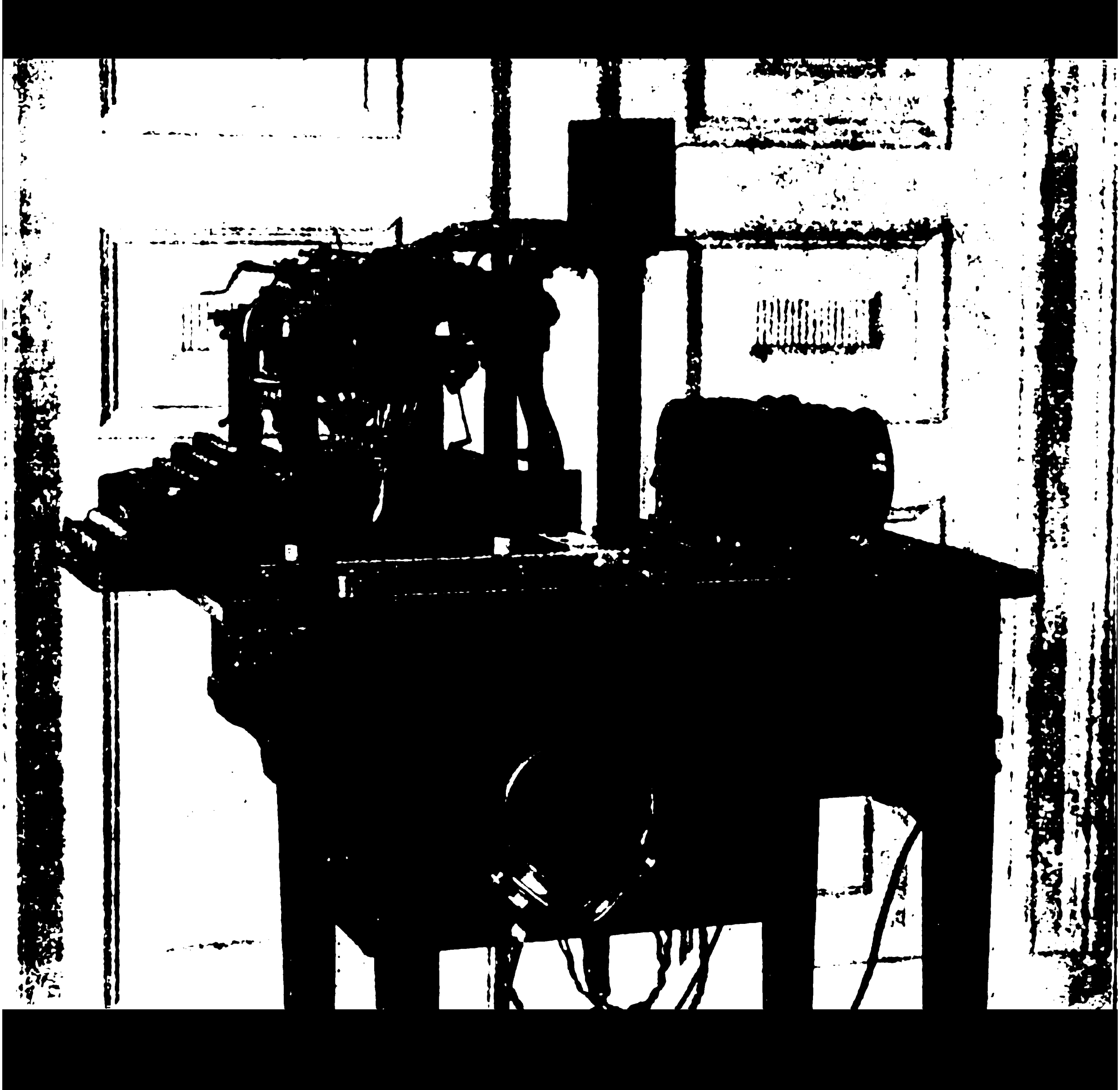
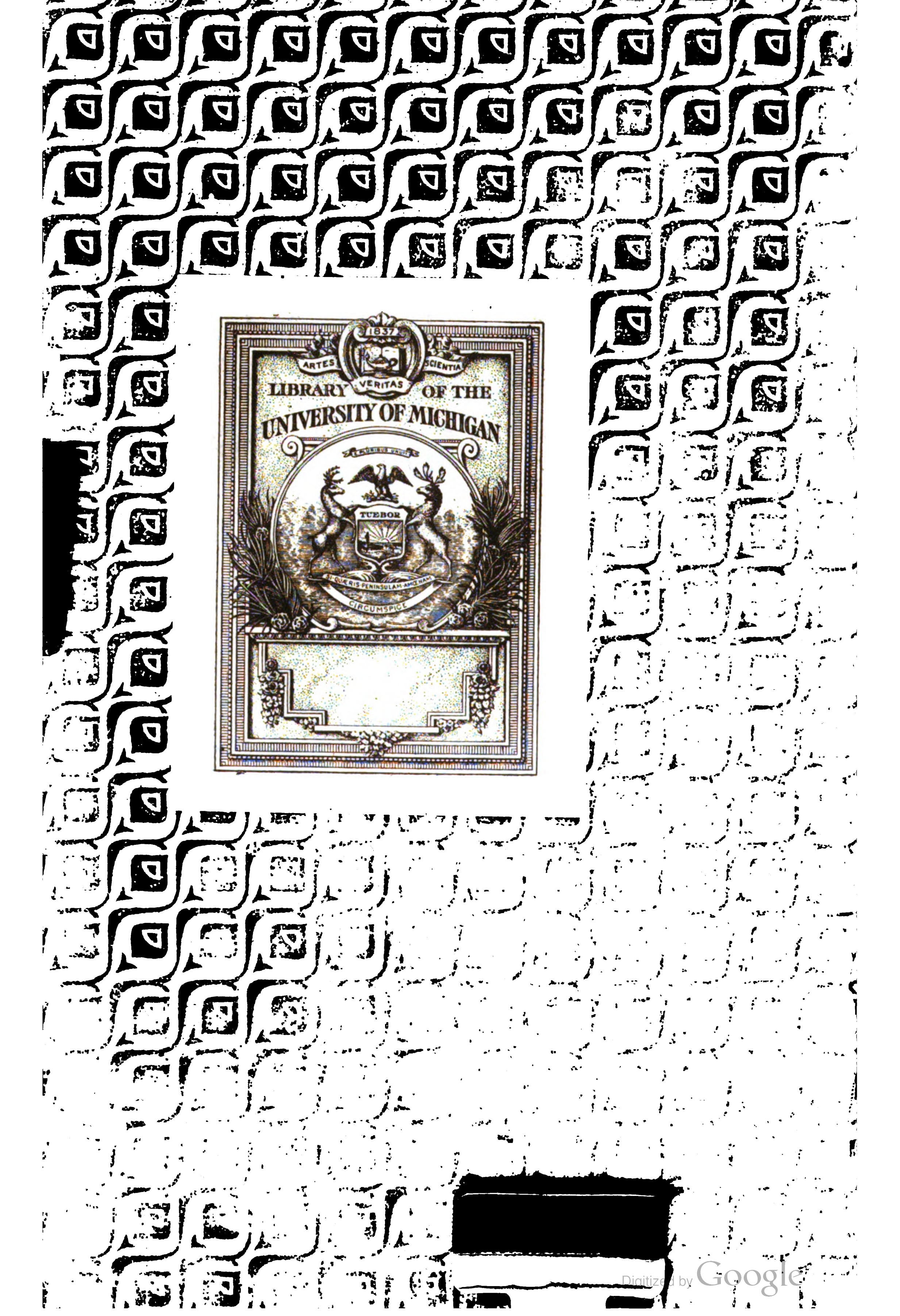
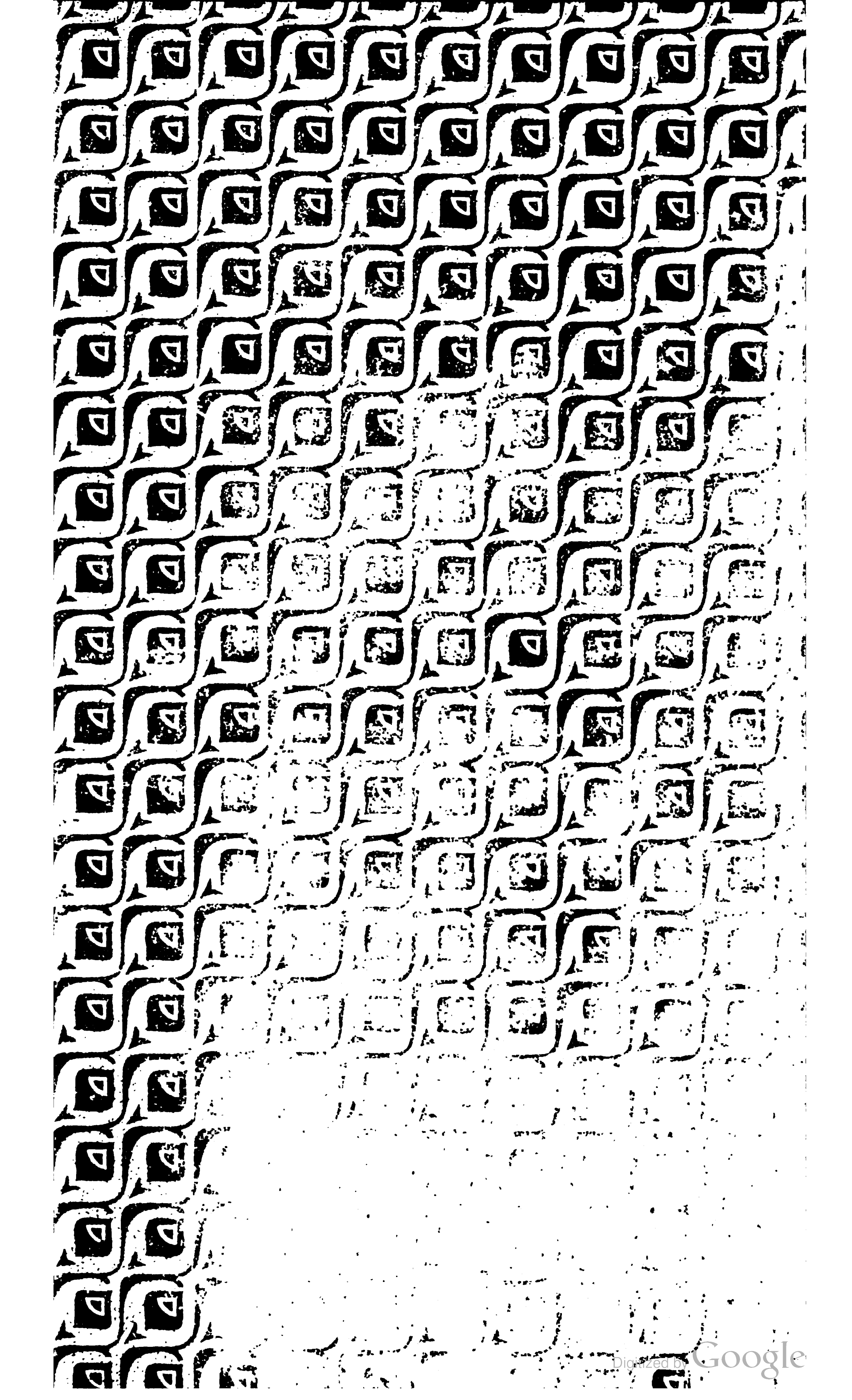


Fortschritte der Naturwissenschaftlichen ...


1837
ARTES
VERITAS
SCIENTIA
LIBRARY OF THE
UNIVERSITY OF MICHIGAN
TUEBOR
CIRCUMSPICE



FORTSCHRITTE

DER

NATURWISSENSCHAFTLICHEN FORSCHUNG.

HERAUSGEGEBEN VON

PROF. DR. EMIL ABDERHALDEN,
DIREKTOR DES PHYSIOLOGISCHEN INSTITUTES DER UNIVERSITÄT HALLE a. S.

FÜNFTER BAND.

MIT 12 TEXTABBILDUNGEN.

URBAN & SCHWARZENBERG
BERLIN N., FRIEDRICHSTRASSE 105b
WIEN I., MAXIMILIANSTRASSE 4
1912.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Ursprung der Geschlechtsunterschiede von Dr. Paul Kammerer, Wien 1

Das Telegraphon von Dr. Gustav Eichhorn, Zürich 241

Der Nahrungsbedarf des erwachsenen Menschen in dessen Beziehung zu der körperlichen Arbeit von Professor Dr. Robert Tigerstedt, Helsingfors 246

Über Implantation und Transplantation von Priv.-Doz. Dr. G. Axhausen, Berlin 301

Ursprung der Geschlechtsunterschiede.

Von **Paul Kammerer**, Wien.

„... So zeigt also unsere Auffassung der Dinge den innigen Zusammenhang nicht nur von Vererbungsfrage und Sexualproblem, sondern auch die Fruchtbarkeit schiebt sie in das Zentrum des Entwicklungsprozesses und belehrt uns, daß nicht nur der Frauen ewig Weh und Ach, sondern daß alles Organischen ewig Weh und Ach aus einem Punkte, wenn auch zuvörderst noch nicht zu kurieren, so doch zu studieren ist." *Rudolf Goldscheid.*

Übersicht.

Seite

I. Einleitung und Definitionen . . . 2

II. Geschlechtsdifferenzierung . . . 8
- 1. Statistische Ergebnisse . . . 9
- 2. Vererbungsergebnisse . . . 12
- 3. Experimentelle Ergebnisse mit äußeren Faktoren . . . 16
- 4. Zellularphysiologische Ergebnisse . . . 33

Zusammenfassung . . . 44

III. Erklärungsversuche vor Einsetzen der experimentellen Methoden . . . 45
- 1. Formative Reize . . . 47
- 2. Hormonentheorien . . . 48
- 3. Protektive Einflüsse der Keimdrüsen . . . 49
- 4. Hypothese von der Materialersparnis des Männchens . . . 50
- 5. Hypothese vom Materialmehrverbrauch des Männchens . . . 56
- 6. Geschlechtliche Zuchtwahl . . . 56
- 7. Einschüchterungshypothese . . . 59

Zusammenfassung . . . 60

IV. Kastration . . . 62
- 1. Kastration des menschlichen Mannes . . . 64
- 2. Kastration des menschlichen Weibes . . . 82
- 3. Kastration bei Pflanzen . . . 91
- 4. Kastration bei Tieren . . . 91

Zusammenfassung . . . 122

V. Regeneration . . . 125
- 1. Regeneration der essentialen Geschlechtsorgane . . . 125
- 2. Regeneration der genitalen und extragenitalen Geschlechtsorgane . . . 129

Zusammenfassung . . . 144

Seite
VI. Transplantation 145
1. Transplantation von essentialen Geschlechtsorganen 146
2. Transplantation von genitalen und extragenitalen Geschlechtsorganen 166
3. (Anhang) Halbseitenzwitter 169
Zusammenfassung 169
VII. Planmäßige Züchtung (Beeinflussung durch innere Faktoren) 173
Zusammenfassung 190
VIII. Beeinflussung oder Hervorrufung durch äußere Faktoren 192
Zusammenfassung 207
IX. Allgemeine Zusammenfassung und Schlußfolgerung 208
X. Literaturverzeichnis 217

I. Einleitung und Definitionen.

Die Probleme der Sexualität und Reproduktion nehmen gegenwärtig innerhalb der Biologie eine Sonderstellung ein: den anderen großen Fragen des Lebens, wie Entwicklung, Variation, Vererbung, erscheinen sie beigeordnet als selbständige Probleme, erhöhen demnach die Zahl der unbekannten Größen in den Ausgleichungen des organischen Geschehens. In ihnen stecken die größten Schwierigkeiten, die unergründlichsten Rätsel, die unlösbarsten Widersprüche der Lebenswissenschaft; um sich dies so recht zu vergegenwärtigen, braucht bloß das Wort „Geschlechtsbestimmung“ ausgesprochen zu werden.

„Der exakten Naturwissenschaft muß der Vorwurf gemacht werden“, sagt *Goldscheid*, „daß sie sich mit den sozialen Problemen bisher weitaus zu wenig beschäftigt hat. Einer derartigen Unterlassungssünde hat sie sich besonders hinsichtlich des Reproduktionsprozesses schuldig gemacht. . . In seinem Werke über das Variieren der Pflanzen und Tiere stellt *Darwin* eine große Reihe von Tatsachen zusammen, die beweisen, daß die Fruchtbarkeit sich unter veränderten Verhältnissen verändert, ja durch sie in Sterilität umgewandelt werden kann. Nirgends findet sich aber auch nur die leiseste Andeutung, von welcher Relevanz diese Erscheinungen für seine Begründung der Selektionstheorie sind. Es ist höchst auffallend, daß *Darwin* in dieser Beziehung die ganz eindeutige Sprache seines eigenen Tatsachenmateriales vollkommen überhörte. Noch verwunderlicher ist, daß auch unsere Zeit noch immer das Gleiche tut und nicht einmal sieht, daß hier eines der wichtigsten und tiefsten biologischen und entwicklungstheoretischen Probleme liegt.“

Goldscheid beschäftigt sich in seinem soziologischen Werk vorwiegend mit dem engeren Probleme der Reproduktion, deren Quantität und Qualitäten er als Anpassungserscheinungen betrachtet. Ich will ihm darin hinsichtlich des ganzen Sexualitätsproblemes folgen und es ebenso seiner Sonderstellung in der Biologie berauben, — will versuchen, es zurückzuführen auf die Probleme der Variation und Vererbung und damit die Zahl der Unbekannten, mit denen wir bei den Maßen und Mengen des Lebensgeschehens zu rechnen haben, zu reduzieren. Für das Sexualitätsproblem, wie es bisher geschehen ist, eine direkte Lösung suchen, heißt mit dem

Kopfe mitten durch die Wand rennen wollen statt durch die seitlich angebrachte Türe zu schreiten: der Weg zur Lösung des Sexualitätsproblemes führt über unsere sonstige ontogenetische und namentlich phylogenetische Erkenntnis, während es eine besondere direkte Lösung gar nicht gibt.

Mit der Zeugung, der Reproduktion als solcher hat bekanntlich die Sexualität, die Trennung der Artindividuen in dimorphe Geschlechter, ursprünglich nichts zu tun. Dies zeigt uns die zytogene agametische Fortpflanzung, Zellteilung, Sporulation und Parthenogenese. Ja selbst wenn die vom Mutterorganismus abgestoßenen Fortpflanzungskörperchen, die Gameten, nicht mehr jedes für sich zu je einem Tochterorganismus heranwachsen, sondern durch Kopulation oder Konjugation eine paarweise Vereinigung zur Zygote herbeiführen, so hebt damit wohl die sexuelle (isogametische) Fortpflanzung, noch nicht aber die sexuelle Differenzierung an. Das Stadium, auf welchem die Gameten in Mikrogameten, Samenkörperchen, Spermien, sowie in Makrogameten, Eier, ovula und ihre Träger als Männchen und Weibchen unterschieden sind (heterogametische Fortpflanzung) ist abermals ein späteres. Ursprünglich gibt es demnach keine Geschlechtsunterschiede; und wenn etwas erklärt werden soll, so muß die Entstehung der Geschlechtsunterschiede überhaupt erklärt werden. Wer sie in primäre, sekundäre und tertiäre teilt und etwa nun die einen ohne genetische Berücksichtigung der anderen erklären will, gleicht einem Baumeister, der ein zweites und drittes Stockwerk konstruieren will ohne Einsicht in das Fundament und Erdgeschoß. Das Problem der Geschlechtsdifferenzierung und Geschlechtsdeterminierung muß einmal unter demselben Gesichtswinkel betrachtet werden wie dasjenige der sogenannten „sekundären Sexualcharaktere“, den Geschlechtsunterschieden muß derselbe Maßstab angelegt werden wie den Geschlechtsmerkmalen, schon aus rein logischem Grunde, weil Unterschiede natürlich auch Merkmale darstellen. Aus solchen Erwägungen heraus ergab sich die Stilisierung des Titels, mit dem ich vorliegende Abhandlung überschrieben habe.

Doch wird man einer Einteilung zu Zwecken begrifflicher Unterscheidung deswegen natürlich nicht entraten müssen. Die bisher meist übliche Einteilung in primäre (Gonade, deren Ausführungsgänge, Anhangsdrüsen und Kopulationsapparate) und sekundäre (Gesamtheit der übrigen, die direkt mit der Fortpflanzung nichts zu tun haben) nach *Hunter-Darwin*, sowie in tertiäre (wobei die Bezeichnung primäre den Gonaden allein reserviert bleibt, deren Anhangs- und wirklichen Hilfsorgane sekundäre, die übrigen tertiäre heißen) nach *A. Brandt* und *Laurent-Kurella,* — diese Einteilung empfiehlt sich nicht zur Annahme, weil sie einen doppelten Nebensinn mit hineinträgt, der auch tatsächlich beabsichtigt war: nämlich den, daß die sekundären von den primären, die tertiären von den sekundären durch formative Reize geschaffen werden und daß demzufolge zwischen den drei Stufen auch eine zeitliche Verschiedenheit des Auftretens besteht. Weder die Annahme der direkten formbildenden Beziehung, noch die einer zeitlichen Aufeinanderfolge hat aber in abso-

lutem Umfange dem Fortschritt unserer Erkenntnis standhalten können; und wenn wir zu dem Schlusse gelangen werden, daß mindestens die „tertiären" Merkmale in ihrer Eigenschaft als Geschlechtsunterschiede immer erst später da sein können als die „primären" und „sekundären" so können sie sich doch schon als Artmerkmale etabliert haben, ehe sie auf ein bestimmtes Geschlecht übergingen und dessen Privileg wurden. Die Abhängigkeit im Sinne von formativer Ursache und Wirkung wird sich somit als unrichtig, die zeitliche Abhängigkeit nur als bedingt richtig herausstellen. Demzufolge wird eine Terminologie zu bevorzugen sein, welche, wie diejenige von *F. E. Schulze* und *Poll*, einen kausalen und temporären Nebensinn vermeidet:

Differentiae sexuales:

1. Essentiales sive germinales	Geschlechtsdrüsen (Gonaden).
2. Accidentales	
a) Genitales subsidiariae	
α) Internae	Leitungswege und akzessorische Drüsen etc.
β) Externae	Kopulations- und Brutpflegeeinrichtungen
b) Extragenitales	
α) Internae	Stimmorgane, psychische Unterschiede u. dgl.
β) Externae	Unterschiede der Körperbedekkung, Bewaffnung, Färbung usw.

Die essentialen und genitalen subsidiären Geschlechtsmerkmale entsprechen den primären, die extragenitalen den sekundären des allgemeinen wissenschaftlichen Sprachgebrauches; nach der *A. Brandt*schen Terminologie die essentialen den primären, die genitalen subsidiären den sekundären, die extragenitalen den tertiären.

Die essentialen und genitalen sind, wie in der älteren Definition die primären, unentbehrlichste Organe, die überall in verhältnismäßig gleicher Ausbildung vorhanden sind oder sich doch der größten Verbreitung erfreuen und daher in weitem Umfang nach einem gemeinsamen strukturellen Bauplane angelegt sind. Die extragenitalen, wie in älterer Unterscheidung die sekundären, als diejenigen, welche für die Geschlechtsfunktion selbst entbehrlich sind, erscheinen von Spezies zu Spezies, von Gruppe zu Gruppe dem Wesen nach verschieden, wie auch dem Grade nach bald in höchster Potenz zugegen, bald gänzlich fehlend. Testikel, Ductus deferens, Penis hat z. B. jedes männliche Säugetier und weit darüber hinaus; Ovar, Oviduct, Vagina, Mamma jedes weibliche, — aber Bart, Hahnensporn, Geweih, Daumenschwiele, Greifantennen etc. etc. sind Einzelformen oder eng begrenzten Formenkreisen eigentümlich.

Bisweilen könnte es zweifelhaft sein, welcher Kategorie ein Geschlechtsmerkmal einzureihen ist, und es sind diesbezüglich Widersprüche

vorgekommen, so hinsichtlich der Mammae und Mammillae der Säugetiere. Nach *Polls* Einteilung gehören sie unbedingt zu den genitalen subsidiären externen. Sind die Geschlechtsteile irgendwie besonders gekennzeichnet, durch Haare oder, wie z. B. bei manchen Pavianen durch leuchtende Farben, so zählen diese zu den extragenitalen, Penis und Scrotum, bzw. Vagina natürlich zu den genitalen subsidiären.

Und wohin sollen wir Merkmale stellen wie Quantität der Nachkommen (Fruchtbarkeit), Qualität der Nachkommen (Entwicklungsstadium bei Geburt oder Verlassen der Eihüllen), Entwicklungsstadium bei Eintritt der Geschlechtsreife, Zahl der in der Zeiteinheit vollzogenen Fortpflanzungsperioden, Würfe, Generationen; besondere ökologische Begleiterscheinungen des Geschlechtstriebes, Brutpflegeinstinkte, z. B. Trieb eines Insektenweibchens, seine Eier an bestimmter Stelle einer bestimmten Futterpflanze abzulegen etc. etc.? Gewöhnlich betrachtet man diese physiologischen und psychischen Charaktere gar nicht vom Standpunkt ihrer tatsächlichen sexuellen Differenzierung, sondern nur als Charaktere der betreffenden Spezies: und wirklich zeigen Kreuzungsversuche, daß jeweils auch dasjenige Geschlecht, welches die betreffende Funktion oder psychische Eigenschaft selbst nicht besitzt, sie dennoch in der Mischung mit einem artfremden Individuum, das sie ebenfalls nicht besitzt, auf die Nachkommen des jeweils entgegengesetzten Geschlechtes überträgt. Das Männchen vererbt spezielle Eigentümlichkeiten des Weibchens auf die Töchter, das Weibchen Eigenschaften, die nur im männlichen Geschlecht zum Vorschein kommen können, auf die Söhne. Das geschieht aber auch mit anderen, allgemein als Geschlechtsmerkmale geltenden Charakteren, und wir kommen damit nicht um die Tatsache herum, daß jene vorhin aufgezählten, funktionellen und psychischen Erscheinungsformen des tierischen Lebens an ein bestimmtes Geschlecht gebunden sind. Ich meine, wir müssen sie derjenigen Kategorie zurechnen, der das Organ, das morphologische Merkmal angehört, von dessen Funktionieren sie ihren Ausgang nehmen: die Fruchtbarkeit und Pubertät, die Sexualzyklen und Generationsfolgen den essentialen; die Gebärstadien, weil sie vom Oviduct und Uterus ausgehen, ferner Geschlechts- und Brutfürsorgetriebe den genitalen subsidiären Sexualcharakteren.

Sämtliche Sexualcharaktere, die essentialen nicht ausgeschlossen, können entweder jahraus jahrein ungefähr denselben Wachstums- und Funktionszustand zeigen oder aber periodischen, meist jahresperiodischen Evolutionen und Involutionen unterliegen. Von kaum merklichen Schwankungen, die selten fehlen, bis zu völligem Verschwinden und Neuauftreten gibt es alle gradweisen Übergänge. Unterliegt ein Geschlechtsmerkmal sehr starken Undulationen, so nennt man es einen Brunftcharakter, die Zeit, zu der er sich auf der Höhe seiner Entwicklung befindet, die Brunftperiode oder kurzweg — womit auch der vitale Zustand des Gesamtorganismus bezeichnet ist — die Brunft. Es ist begreiflich, daß gerade die Brunftcharaktere für alle Reize, die wir im Experiment anwenden können, besonders empfänglich sind, ihrem labilen dynamischen Gleichgewichte ent-

sprechend. Ich erinnere nur an die Hochzeitskleider der männlichen Webervögel und Enten, welche zur übrigen Jahreszeit den Weibchen ähneln, an die Laichfarben der Molche und Fische, die Begattungsschwielen der Froschlurche, sowie endlich an funktionelle Merkmale, wie der Geschlechtstrieb als solcher, die Disposition zur zweckmäßigen Auslösung der Umklammerung, Erektion und Ejakulation. Wenn ich *Steinachs* Darstellung (1910) recht verstehe, sind die von ihm als „präexistente sekundäre Geschlechtsmerkmale" bezeichneten mit den permanent sichtbaren, die von ihm „echt sekundäre Geschlechtsmerkmale" genannten mit den vorübergehend zur Brunftzeit sichtbar werdenden identisch. Da aber die Bezeichnungen „präexistent" und „echt sekundär" noch schärfer als „primär", „sekundär" schlechtweg und „tertiär" ein Vorurteil bezüglich ihrer Entstehungsweise involvieren könnten, lassen wir uns an der alten Bezeichnung „Brunftcharaktere" oder „Hochzeitsattribute" für die periodischen im Gegensatze zu den permanenten akzidentalen Geschlechtsunterschieden genügen.

Einige weitere definierende Worte entnehme ich *Poll*: „Die Sexualcharaktere . . . sind alle in einem gewissen Grade plastisch, wandelbar und zwar in der Richtung auf die Eigenart hin, wie sie beim anderen Geschlecht als Regel gefunden wird; sie sind nicht durch absolute starre und unabänderliche Korrelationen miteinander einsinnig verknüpft . . . Wandlungen in diesem Sinne sollen Versionen, die Veränderlichkeit Versibilität, ein einflußreicher Charakter versibel, ein fester, unwandelbarer inversibel heißen. Das Studium der Versionen ist geeignet, den natürlichen inneren Zusammenhang der Geschlechtscharaktere entscheidend aufzuhellen . . . Die Mittel, Versionen der akzidentalen Charaktere hervorzurufen, lassen sich zweckmäßig in adäquate und inadäquate trennen. Inadäquate Reize, die in mannigfacher Beziehung besonderes Interesse heischen, werden von fremdartigen Faktoren ausgelöst, die sicher mit den in der natürlichen Entwicklung wirksamen nicht identisch sind (Geweihanomalien nach Schädelverletzungen bei Cerviden). Teilweise muß man sich allerdings auch Einflüsse inadäquater Natur auf dem Umweg über den adäquaten Reiz wirksam vorstellen. Dieser ist naturgemäß der weitaus wichtigere: er geht von den Organen aus, die im natürlichen Ablauf der Dinge das Geschehen beherrschen, in erster Linie von den Genitalorganen, in zweiter von den Faktoren, die diese selbst beeinflussen. Nicht ausgeschlossen, daß zum Komplex des adäquaten Reizes noch andere Mitwirkende gehören (Hypophysis, Thyreoidea, Nebenniere, Thymus usw.). Je nachdem der adäquate Reiz bei dem gleichen oder dem anderen Geschlechte wirkt, bildet er den homologen oder den heterologen adäquaten Reiz. Beide wirken durch Anwesenheit (+) oder Fehlen (—), durch Eintritt (+) oder durch Fortfall (—) auf den Organismus, sei es mit, sei es ohne Kombination untereinander; hieraus läßt sich leicht ein umfassendes Versuchstableau kombinieren."

Dieses Versuchstableau ist nun allerdings bisher, entsprechend der Sonderstellung des Sexualproblemes in der Biologie, nur aus den Methoden

der Kastration, Regeneration und Transplantation zusammengesetzt gewesen. Die Untersuchungen über Züchtung und Beeinflussung durch äußere Faktoren sind meistens nicht im Hinblick auf die Ergründung der Geschlechtsfragen, sondern zugunsten phylogenetischer Probleme, Art-, Rassenbildung und Vererbung ausgeführt worden. In kompilierenden Darstellungen über Geschlechtscharaktere und deren Entstehung sind bisher überhaupt stets nur die Gebiete der Kastration und Transplantation, sowie die deskriptiven Befunde an Individuen mit abweichend verteilten Geschlechtsmerkmalen (Hermaphroditen, Pseudohermaphroditen) enthalten gewesen. Die Berücksichtigung der Züchtungs- und physikalischen Beeinflussungsergebnisse, eigentlich auch der Regenerationsergebnisse mit speziellem Bezug auf Sexualcharaktere bilden also in vorliegender Darstellung ein Novum.

Die extragenitalen Sexualcharaktere der Tiere darf man im großen und ganzen als bekannt voraussetzen, doch ist ein Gleiches bezüglich des Pflanzenreiches wohl kaum der Fall. Für die ganze Beurteilung der Frage nach den sekundären Sexualcharakteren ist aber gerade die Kenntnis der einschlägigen botanischen Verhältnisse von großem Wert. Wenn man die gebräuchlichsten Hand- und Lehrbücher für Pflanzenanatomie, Pflanzenphysiologie, -Biologie und systematische Botanik durchsieht, so findet man nirgends etwas von extragenitalen (sekundären) Sexualcharakteren erwähnt. Man darf aber deshalb nicht glauben, daß solche Merkmale im Pflanzenreich nicht vorkommen; sie sind nur viel seltener, sind keine so allgemein verbreitete Erscheinung wie im Tierreich und deshalb von den Botanikern nicht mit besonderen Namen belegt worden. Überall aber, wo Phanerogamen getrennt geschlechtliche Blüten entwickeln, ist die Form der Blütenhülle, falls eine solche überhaupt vorhanden, in rein männlichen Staubblüten und rein weiblichen Stempelblüten eine verschiedene und daher als sekundäres Geschlechtsmerkmal aufzufassen. Es ist nicht einmal nötig, daß Staub- und Stempelblüten auf getrennten Pflanzenexemplaren wachsen, wie es bei den diözischen Pflanzen der Fall ist, auch bei monözischen, also zwitterigen Pflanzen kommen die Verschiedenheiten genügend zur Geltung, sie verschwinden erst, wenn die hermaphroditische Bildung in ein und derselben Blüte vereinigt, wenn eigentliche Zwitterblüten entfaltet werden. Ich nehme als Beispiel den Walnußbaum: „Die aus freier Blütenhülle und zahlreichen Staubblättern bestehenden männlichen Blüten brechen an den holzigen Ästen als dicke Kätzchen hervor; die weiblichen Blüten stehen an der Spitze der jungen, nicht verholzten Zweige und besitzen einen einsamigen Stempel mit zwei krausen Narben." (Nach *Beck v. Mannagetta,* „Grundriß der Naturgeschichte des Pflanzenreiches", Wien, Hölder, 1903.) Die freien Hüllblätter der Staubblüten stellen also hier einen extragenitalen, und zwar männlichen Sexualcharakter dar. Aber auch auf vegetative Organe, welche von den Infloreszenzen entfernt stehen, können Geschlechtsunterschiede übergehen. So zeigt der Gingko, eine diözische Gymnosperme, einen physiologischen Geschlechtsunterschied, indem beim Laubabfall die

männlichen Pflanzen früher ihre Blätter verlieren als die weiblichen. Bezeichnenderweise bleibt dieser Unterschied auch dann erhalten, wenn ein männlicher Sproß auf eine weibliche Pflanze gepfropft wird, wie dies laut mündlicher Mitteilung des Herrn Dr. *Ginzberger* bei einem mächtigen, alten Gingkoexemplare des Wiener botanischen Gartens der Fall ist. Die Vorkeime der heterosporen Farne haben eine ganz verschiedene Form, je nachdem ob sie Archegonien oder Antheridien tragen usw. Beiläufig bemerkt, ist schon die relative Seltenheit extragenitaler Sexualcharaktere im Pflanzenreich ein starker Hinweis darauf, daß die Lehre von ihrem Zustandekommen durch direkte formative Reize seitens der Keimdrüsen nicht richtig sein kann. Denn sonst sollte man erwarten, daß sie im Pflanzenreich ebenso verbreitet sein müßten wie im Tierreich. Freilich haben die Pflanzen weder ein Nervensystem noch ein Blutgefäßsystem im morphologisch-zoologischen Sinne, welch beiden Organsystemen man die Überleitung der formativen Einflüsse von einem Organ auf das andere zuzuschreiben pflegt; aber dieser Einwand, wenn er überhaupt erhoben würde, wäre sogleich hinfällig, da die Pflanzen deswegen doch gerade so gut eine Irritabilität und innere Sekretion besitzen wie die Tiere. Erst in allerneuester Zeit haben die extragenitalen Geschlechtsmerkmale der Pflanzen eine systematische Darstellung erfahren, und zwar durch *Goebel* (1910).

Darstellungen, welche hinsichtlich der Sexualcharaktere das ganze Tierreich umfassen, stammen von *Darwin* (1875), *Cunningham* (1900), *F. Knauer* (1907), *Hesse-Doflein* (1910). Über Geschlechtscharaktere des menschlichen Weibes hat *O. Schultze* (1906), über Geschlechtscharaktere in der Behaarung des Menschen (1908) und einiger anderer Säugetiere (1909) hat *Friedenthal* geschrieben, über die des Menschen überhaupt auch *Havelock Ellis*. Die einzelnen Organe des Menschen und der höheren Tiere behandelte *Möbius* (1905), die Haustiere *Marchi*, die Reptilien *Werner*, die Schmetterlinge *Kennel* u. a.

II. Ursprung der essentialen Geschlechtsunterschiede: Geschlechtsdifferenzierung.

In der Einleitung habe ich hervorgehoben, daß man, um die Entstehung der übrigen Geschlechtsmerkmale zu verstehen, unbedingt von den primären, essentialen Unterschieden ausgehen muß. Welches sind die Ursachen, die ein Lebewesen veranlassen, Mikrogameten, ein anderes, Makrogameten zu produzieren? Die es entweder zum Männchen oder zum Weibchen machen? Diese Frage, das Problem der geschlechtlichen Differenzierung, das hier nur in allgemeinsten Umrissen und nicht etwa mit vollständiger Besprechung auch nur der wichtigsten Literatur berücksichtigt wird — nur eben so weit, um zu zeigen, daß seine Erforschung und Beantwortung nach derselben Richtung hin zu erfolgen hat wie die der Frage nach den sonstigen Geschlechtsunterschieden —, läßt sich in drei Sonderprobleme zerlegen: 1. die Geschlechtsvererbung oder das gegen-

seitige zahlenmäßige Verhältnis der Geschlechter bei gleichbleibenden Bedingungen; 2. die Geschlechtsanordnung, Geschlechtsverteilung oder die Verschiebung des Zahlenverhältnisses bei wechselnden Bedingungen; 3. die Geschlechtsdeterminierung, Geschlechtsbestimmung im engeren Sinne oder Hervorrufung des männlichen bzw. weiblichen Geschlechtes aus jedem Keim bei Bedingungen, die in bestimmter Richtung abgeändert sind.

Die geschlechtsdifferenzierenden Ursachen wurden zuerst mit Hilfe der Statistik studiert. So sollten die Kinder bei stärkerem Altersunterschied der Eltern dem Geschlechte des älteren, bei fehlendem Altersunterschied dem des schwächeren oder sexuell minderwertigen, sexuell zu sehr in Anspruch genommenen Erzeugers folgen; stehen beide Eltern in höherem Alter, so sollten die Knabengeburten überwiegen. Jüngere Muttertiere sollten eher weibliche Nachkommen gebären; ebenso Erstgebärende zunächst unabhängig vom Alter. Inzucht und Inzestzucht soll das Geschlechtsverhältnis im Sinne des Überwiegens männlicher Nachkommen, Bastardierung im umgekehrten Sinne beeinflussen. Nach *Pearls* Erhebungen in Buenos Aires befördert Fernkreuzung aber umgekehrt die Knabengeburten, denn Italiener und Argentinierin, Spanier und Argentinierin brachten 1896 bis 1905 etwas mehr Knaben hervor als Italiener und Italienerin etc. Uneheliche Geburten, bei denen die Mütter durchschnittlich im besten Alter stehen, steigern die Aussicht auf Mädchengeburten; auf dem Lande hingegen, sowie nach Kriegen und Auswanderungen, die einen großen Teil der männlichen Bevölkerung hinwegraffen, sollen mehr Knaben geboren werden. Endlich sei die Eigenschaft eines Weibes, Knaben oder Mädchen zu gebären, ebenso erblich wie irgend eine andere Eigenschaft, z. B. Haarfarbe oder Nasenform, und werde auf die weiblichen Nachkommen übertragen. Es gebe daher Familien, wo vorwiegend Töchter, andere, wo vorwiegend Söhne zur Welt kommen. Wieder dem entgegen sollte nach anderen statistischen Feststellungen *(Woods, Heron)* das Geschlecht nicht vererbt werden.

Sowie das Experiment sich des Problems bemächtigte, stellte sich bei der Mehrzahl dieser statistischen Befunde sogleich ihre Haltlosigkeit oder äußerst beschränkte Gültigkeit heraus. *O. Schultze* (1903) bewies durch Züchtungen mit der weißen Hausmaus, *Ritzema Bos* mit der weißen Ratte, daß bei Erstgeburten kein Geschlecht konstant bevorzugt war, gleichgültig, ob die Primipara jünger oder älter war; sexuell sehr beanspruchte Mausweibchen lieferten durchschnittlich nicht mehr Männchen als Weibchen, ebensowenig bei In- und Inzestzucht. *Davenports* Bastardierungsversuche an Hühnern konnten das Geschlechtsverhältnis weder in der einen noch anderen Richtung verschieben.

Hingegen erfuhr der statistisch angenommene Entscheidungseinfluß des schwächeren Erzeugers eine züchterische Bestätigung durch *Thumms* Versuche an Fischen (lebendgebärenden Kärpflingen und Cichlasoma nigrofasciatum). Und das zunächst rätselhafte, direkte Verhältnis von Männchenmangel und Steigerung der Männchengeburten erfuhr durch meine eigenen

Erfahrungen eine Stütze (*Kammerer* 1907 a): die Weibchen der Schwanzlurche bewahren in blindsackartigen Ausstülpungen der Kloakenwand, den *Siebold*schen Schläuchen, den Spermavorrat einer einmaligen Begattung jahrelang lebend, befruchtungsfähig auf, und von hier aus kann ohne neuerliche Begattung bei mehreren künftigen Fortpflanzungsperioden Befruchtung erfolgen. So sah ich Weibchen des Feuersalamanders (Salamandra maculosa) nach einmaliger Kopulation vier Trächtigkeitsperioden absolvieren. Es liegt mir ein daraufhin gesammeltes statistisches Material vor, laut welches in der Nachkommenschaft die Zahl der Männchen um so mehr zunimmt, je länger keine Begattung stattfand, je älter also die aufbewahrten Spermatozoen sind.

Diese Beziehung verliert ihre Unerklärlichkeit durch Versuche von *R. Hertwig* (1905, 1906 a, 1907) und neuerdings von *Kuschakewitsch* (siehe auch das kritische Referat von *T. H. Morgan*, 1911 c) an Froschweibchen. Es ergibt sich danach eine Abhängigkeit vom Reifezustand (Alter) der Geschlechtsstoffe, was selbstverständlich nicht gleichbedeutend ist mit dem Alter der Geschlechtstiere selbst. *Hertwig* ließ ein und dasselbe Froschweibchen in Zwischenräumen von 6, 18, 22, 30, 36, 42, 54 und 64 Stunden von verschiedenen Männchen befruchten und stellte fest, daß frühreife und überreife Eier eine Tendenz zum Männlichen besaßen, während sie mitten darin, auf dem Optimum ihrer Reife, weibliche Tendenz zeigen. *Hertwig* erzielte bei einer Befruchtung nach 64 Stunden 88°/₀, *Kuschakewitsch* bei einer solchen nach 89 Stunden 100°/₀ Männchen.

Von den auf statistischem Wege festgestellten Regelmäßigkeiten wurde eine, mit weitestem Geltungsbereich, vorhin noch nicht erwähnt: das gegenseitige Zahlenverhältnis der Geschlechter bei gleichbleibenden Existenzbedingungen. Über die Geschlechtsbestimmung sagt dieses Mengenverhältnis natürlich nichts aus, aber es zeigt dem determinierenden Experiment den Weg: allgemein kann es so ausgedrückt werden, daß die Zahl der Männchen und die der Weibchen praktisch und durchschnittlich einander gleich sind. Wenn auch bei Mensch, Rind, Schwein, Ratte, Taube nach Zusammenstellungen von *Lenhossék* die Zahl der Männchengeburten, bei Schaf, Pferd, Hahn, Grasfrosch und Fliege die der Weibchengeburten etwas zu überwiegen scheint, so betragen die Abweichungen immer nur wenige Prozente oder Bruchteile von solchen und liegen daher innerhalb methodischer Fehlergrenzen. Daß in Mitteleuropa nach *G. v. Mayr*s Bevölkerungsstatistik (S. 67) die Frauen zahlreicher sind als die Männer, hängt nur mit größerer Sterblichkeit der letzteren zusammen. Selbst dezidiert polygame Tiere aber, wie das Haushuhn, liefern die gleiche Anzahl männlicher und weiblicher Keime, und nur dadurch, daß von ersteren eine größere Anzahl zugrunde geht, wird das Geschlechtsverhältnis der fertigen Tiere entsprechend verschoben. Für das Huhn, wo die Geschlechter am 5 Tage alten Embryo nach *W. Felix* mikroskopisch bereits sicher unterschieden werden können, hat *Thomsen* dies kürzlich überzeugend nachgewiesen.

Wie genau man die Lebensverhältnisse einer Art kennen muß, um bei ihr das Verhältnis der Geschlechter einwandfrei festzustellen, mag aus einem Beispiele erhellen: von der gemeinen Erdkröte (Bufo vulgaris) findet man im Sommer fast lauter Weibchen, so daß es scheinen könnte, als seien sie bei weitem in der Überzahl; der Besuch eines Laichplatzes im Vorfrühling scheint hinwiederum das Gegenteil zu lehren, denn nun sind ganz wenige Weibchen zu sehen, dafür aber so viele Männchen, daß oft ein halbes Dutzend sich an einem einzigen Weibchen anzuklammern strebt. Das Rätsel löst sich dadurch, daß die Männchen außerhalb der Brunftperiode ein sehr zurückgezogenes Leben führen, während innerhalb der Paarungszeit nur die großen, weil erst im 4. oder 5. Lebensjahr geschlechtsreif werdenden Weibchen die Wanderung zu den Laichgewässern antreten. Ähnlich liegen die Dinge beim Feuersalamander (Salamandra maculosa) und hatten *F. Knauer* (1877) verleitet, eine außerordentliche Seltenheit des Männchens anzunehmen, während ich (*Kammerer* 1904) zu anderen Zeiten unter vielen Dutzend Männchen kaum ein Weibchen aufzufinden vermochte. Vergleicht man aber bei Bufo und Salamandra die Zahl der Männchen und Weibchen, welche in aufeinander folgenden Jahren zu verschiedenen Jahreszeiten gesehen worden sind, so kommt man darauf, daß sie sich auch hier wie 1:1 verhalten. Zu diesem Ergebnis ist z. B. gerade für Salamandra maculosa *Benecke*, ebenso *v. Griesheim* und *Pflüger* (1882) für Rana fusca, *King* (1909) für Bufo lentiginosus, alle drei mit schwachem Überwiegen der Weibchen, wirklich gelangt, und von dieser Regel finden sich in beiden Organismenreichen verhältnismäßig wenige Ausnahmen. Immer schwankt das Zahlenverhältnis, wo nicht ganz besondere biologische Bedingungen obwalten, nur wenig um völlige Gleichheit herum, immer sucht es nach Störungen ins Gleichgewicht zurückzukehren. Weitere Beispiele aus dem Tierreich siehe bei *Hesse-Doflein*, Seite 495 im I. Bande. Nicht anders als die Tiere verhalten sich die getrennt-geschlechtlichen Pflanzen: *Heyer*[1]) zählte beim Bingelkraut (Mercurialis annua) unter 14.000—21.000 Pflanzen 106 Männchen auf 100 Weibchen, beim Hanf unter 40.000 Pflanzen je 100 Männchen auf 114 Weibchen in Halle a. S., während *Haberlandt*[1]) beim Hanf in Österreich je 100 Männchen auf 120 Weibchen und *Fisch*[1]) in Erlangen unter 66.000 Exemplaren das Verhältnis von 100 : 154 fand.

Dies konstante Verhältnis kann nun freilich durch verschiedene Faktoren sehr wesentlich verschoben werden; wir werden später eine Reihe äußerer, physikalisch-chemischer Faktoren kennen lernen, welche solches vermögen. Aber auch durch bloße Kreuzungskombinationen, also einen inneren Faktor, sind Verschiebungen erzielbar: bei Drosophila ampelophila, einer Fliege, deren Geschlechtsverhältnis trotz Hinzufügung von Zucker, Salzen, Säuren und Alkalien zur Nahrung in Versuchen von *T. H. Morgan* (1911 b) stets das gleiche (1 : 1) blieb, genügte die Bastardierung

[1]) Zitiert nach *Noll*.



zweier als Mutationen entstandener Rassen (rudimentärflügelige mit kurz proportioniert-geflügelten Exemplaren), um in der Enkelgeneration ♂ : ♀ = 1 : 7 sich verhalten zu lassen. Die Verschiebung ging etwas abgeschwächt noch auf die Urenkelgeneration über, möglicherweise noch auf weitere Generationen, die aber nicht geprüft wurden. Die Erscheinung erinnert an Verschiebungen, die *Tower* (1910) bei Aufspaltung von Rassenmerkmalen (Flügel- und Thorakalfärbung) gewisser Blattkäferarten je nach verschiedenen Kultur- und Kreuzungsbedingungen eintreten sah.

Halten wir Umschau, ob in der Natur eine Gesetzmäßigkeit bekannt ist, bei der eine Spezies in zwei Gestalten auftritt und jede von ihnen annähernd die Hälfte aller Individuen ausmacht, so kann unser Augenmerk nur an der Aufteilung von Rassenmerkmalen haften bleiben, wie sie bei der alternativen Vererbung, und zwar bei der *Mendel*schen Prävalenzregel beobachtet wird. Betrachten wir alle jene Eigenschaften, welche in ihrer Gesamtheit einem Organismus den Charakter eines Männchens aufprägen, als Rassenmerkmal, ebenso all die Eigenschaften, welche ihm den eines Weibchens gewähren; und nehmen zunächst an, männlich sei im *Mendel*schen Sinne dominant über weiblich, so bekommen wir folgendes Zuchtergebnis:

M	w
Mw	wM

Da aber überall, wo M dabei ist, ein Männchen herauskommt und folglich mit dieser lediglich Männchen enthaltenden ersten Nachkommengeneration nicht weitergezüchtet werden kann, so brauchen wir jetzt ein homozygotisches w dazu, worauf die Zucht weitergeht und fortan gleich viele heterozygotische Männchen und homozygotische Weibchen liefert:

M	w	w		
		↓		
Mw	wM	w		
wM	Mw	ww	ww	
Mw	wM	ww	ww	usf.

Wir können auch umgekehrt annehmen, daß weiblich dominant sei über männlich. Dann müssen wir ebenfalls, wenn wir wieder von einer fiktiv homozygotischen Elterngeneration ausgehen, behufs Weiterzucht der heterozygotischen, durchwegs Weibchen darstellenden Tochtergeneration einen rezessiven Homozygoten zu Hilfe nehmen, und unser Schema sieht jetzt folgendermaßen aus:

	mW	m		
mW	Wm	mm	mm	
Wm	mW	mm	mm	usf.



Es resultieren gleichviele heterozygotische Weibchen und homozygotische Männchen in beliebig vielen aufeinander folgenden Generationen. Das praktische Endresultat bleibt also unverändert.

Nachdem schon *Mendel* selbst in seinen Briefen, sowie später *Strasburger, Bateson* (1909) und *Castle* (1903, 1909) die Vermutung ausgesprochen hatten, daß die Vererbung des Geschlechtes nach den Regeln der alternativen Vererbung erfolge, wurden in der Tat von *Correns* (1906, 1907) durch Kreuzung zweier Cucurbitaceen, der einhäusigen Bryonia alba und der zweihäusigen B. dioica, ferner von *Doncaster* und *Raynor* am Stachelbeerspanner (Abraxas grossulariata) und dessen weiblicher Varietät lacticolor, von *T. H. Morgan* (1910 b, c) an der Taufliege Drosophila und einer auf das Männchen beschränkten weißäugigen Rasse experimentelle Beweise dafür erbracht. *Correns* (1907) gibt seinen Versuchen folgende Deutung: 1. Die Keimzellen haben schon progam, d. i. vor ihrer Kopulation, eine bestimmte Geschlechtstendenz, alle Fruchtanlagen die Tendenz, ausschließlich weibliche Nachkommen, alle Pollenkörner dagegen nur zur Hälfte die Tendenz, Männchen, zur anderen Hälfte die, Weibchen zu liefern. — 2. Die endgültige Entscheidung über das Geschlecht jedes Nachkommen fällt erst beim Zusammentritt der Keimzellen, also syngam. — 3. Beim Zusammenkommen von Keimzellen mit ungleicher Geschlechtstendenz behält die männliche die Oberhand, ist dominant, so daß dann der Nachkomme stets ein Männchen wird. Um diese Deutung, wonach also die Männchen heterozygotisch, die Weibchen homozygotisch wären, aufrecht zu erhalten, müßte man annehmen, daß nur die Keimzellen der getrennt geschlechtlichen Bryonia dioica überhaupt Geschlechtstendenz besitzen, hingegen diejenigen der zwitterigen B. alba gar keine. Nun ist das nicht einzusehen, und deshalb hat *Bateson* (1909), der die Versuche von *Correns* nachprüfte und bestätigte, die reziproke Deutung angewendet: dominant und heterozygotisch ist nicht das Männchen, sondern das Weibchen, und die Pollenkörner von B. dioica haben alle die Tendenz, Weibchen zu liefern.

Die Hilfsannahme, die hier gemacht werden mußte, daß sämtliche männliche Geschlechtszellen weibliche Pflanzen liefern wollen, hat keine besonderen Schwierigkeiten und besitzt ein bekanntes Analogon aus dem Tierreich: bei Bienen, Hummeln, Wespen, Ameisen wissen wir, daß alle Spermien weibliche Tendenz haben und darin dominant sind, weil sämtliche befruchtete Immeneier Weibchen liefern, nämlich Königinnen oder Arbeiterinnen, während die unbefruchteten, die sich parthenogenetisch entwickeln, Drohnen ergeben. Ob aus dem befruchteten Bienenei ein geschlechtstüchtiges Weibchen entsteht oder ein verkümmertes, ist nur Sache der Auffütterung, welche das Tier als Larve oder noch später genießt. Daneben ist freilich die, wohl zuerst von *Lenhossék* ausgesprochene Hypothese der selektiven Befruchtung nicht abweisbar, wonach beispielsweise bei der Honigbiene die Spermazellen nur in die bereits weiblich prädestinierten Eier eindringen, nicht hingegen in die männlich bestimmten. *Morgan*, *Payne* und *Browne* haben zusammen eine Methode ausgearbeitet, welche es er-

möglichen soll, die Hypothese der selektiven Befruchtung direkt zu prüfen; ihre noch nicht abgeschlossenen, vorläufigen Ergebnisse sprechen aber, wie *Morgan* selbst sagt, eher gegen als für diese Hypothese. Weiteres Eingehen auf das komplizierte Für und Wider der Geschlechtsbestimmung bei Bienen verbietet der Raum, um so mehr, als es für Ableitung unserer Anschauung keine integrierende Bedeutung gewinnt. Doch sei noch auf die Arbeiten von *Buttel-Reepen, Dickel, Weismann* (1900), *Paulcke, Linden* (1905) und *Morgan* (1909 c) verwiesen. So ist auch noch unentscheidbar, ob es zwei Klassen von Eiern und zwei von Spermatozoen gibt — männliche und weibliche Eier, männliche und weibliche Spermatozoen —, oder ob die Eier bzw. Spermatozoen stets nur nach einem Geschlecht hin determiniert sind und die Entscheidung, ob schließlich ein Männchen oder Weibchen daraus wird, nur von der jeweils anderen Geschlechtszellenart abhängt. Das Wahrscheinlichste ist zur Zeit, daß beides vorkommt, ja sogar innerhalb ein und derselben Gruppe von Tieren nebeneinander. Während z. B. die Kreuzungen, welche *Doncaster* und *Raynor* an Abraxas grossulariata und seiner var. lacticolor ausführten (Versuche, auf die wir im VII. Kap. noch ausführlicher zu sprechen kommen), eine Heterozygotie des Männchens, Homozygotie des Weibchens zu zeigen scheinen, und das bestanalysierte Beispiel auf botanischem Gebiete, die Bryonia-Hybriden von *Correns*, wenigstens in der *Bateson*schen Deutung nach derselben Richtung weisen, ist bei Drosophila offenbar umgekehrt das Weibchen hetero-, das Männchen homozygotisch. Bei zwei naheverwandten Insektenordnungen treffen wir also bereits entgegengesetzte Verhältnisse an. Beim Menschen scheint ebenfalls das Weib, beim Huhn, den Krabben (*G. Smith*, 1906) und dem Hopfen *(Figdor)* das männliche Geschlecht heterozygotisch zu sein. *Morgan* (1911 a) hat eine Gametenzusammensetzung berechnet, bei welcher die Notwendigkeit, einmal das Männchen, ein anderes Mal das Weibchen als Heterozygot anzusehen, fortfiele. Für mich hat eine solche Annahme, die sich aus den Versuchen ergibt, nichts Befremdliches: sehen wir doch auch bei anderen Merkmalen, z. B. den Farben Schwarz und Grau, besonders schön auch in den Käferhybridisationen von *Tower* (1910), daß die Dominanz und damit die Heterozygotie wechseln kann, sogar bei ein und derselben Rasse.

Die Erkenntnis, daß jede Keimzelle von vornherein eine Geschlechtstendenz besitzt, ist, wenn man nicht gerade den Maßstab des orthodoxesten Neo-Mendelismus anlegt, keineswegs unvereinbar mit *Waldeyer*s Bisexualitätslehre, wonach das Geschlecht des Individuums sich aus einer zunächst indifferenten Geschlechtsanlage entwickelt. Folgende Tatsachen legen für diese Lehre unwiderlegliches Zeugnis ab: die normale Entwicklungsgeschichte des Geschlechtsapparates, welche noch beim erwachsenen Manne in Gestalt der *Morgagni*schen Hydatide, der Paradidymis, des Appendix epididymitis und Uterus masculinus, beim erwachsenen Weibe in Form des Epoophoron, Paroophoron und *Gartner*schen Kanales Reste der hermaphroditischen Anlage zurückläßt (ganz analog verhält sich, laut *Goebel* 1902, das Pflanzenreich); die embryologischen Untersuchungen von

Pflüger (1882) an der Kröte, *Hertwig* (1906 a) und *Kuschakewitsch* am Frosch, welche ein verhältnismäßig langes Bestehenbleiben der essentialen Bisexualität dartun; der habituelle Hermaphroditismus bei den Fischen Serranus, Myxine und manchen Cypriniden, sowie nach *Tourneux* sogar beim weiblichen Maulwurf; die zahllosen Fälle von individuellem Hermaphroditismus und Pseudohermaphroditismus (Hermaphroditismus secundarius — *Halban* 1903), siehe ihre Zusammenstellung von *Neugebauer* für den Menschen, *Shattock* und *Seligmann* (1905) bei Hühnern, von *Bertkau* (1891) für Arthropoden, ferner die schon länger bekannten Fälle von *Kölliker* am Schwein, *La Valette St. George* am Triton; die Existenz echter Zwitterdrüsen (Ovotestes) in den von *Pick, Salén*[1]) und *Simon*[1]) beschriebenen Fällen; endlich die Erfahrungen von *G. Smith* (1906) am Männchen der Krabbe Inachus, welches durch den Parasiten Sacculina kastriert worden war und daraufhin Ovula entwickelte. Bei jeder Tierspezies, von welcher Fälle des Zwittertums in einiger Anzahl bekannt sind, zeigt es sich, daß sie in ihrem Vorkommen nicht etwa auf das eine, heterozygotische Geschlecht beschränkt sind, während das andere, homozygotisch anzunehmende nur in reingeschlechtlichen Individuen vorkäme; sondern es gibt immer hermaphroditische Exemplare, welche ihrem Hauptcharakter nach noch als Weibchen, andere, welche ebenso im ganzen noch als Männchen bezeichnet werden können.

Der Grund aber, weshalb ich die Lehre von der progamen Geschlechtstendenz mit der Bisexualitätslehre nicht für unvereinbar halte, besteht darin, daß ja trotz anfänglich indifferenter Anlage jene Geschlechtstendenz sehr wohl bereits darin gegeben sein könnte, das eine Geschlecht weiterzubilden, das andere aktiv zu unterdrücken oder passiv verkümmern zu lassen. Die alternative Auslegung („Alternative Conception, Mendelian view" — *Castle* 1909) der Geschlechtsvererbung wird also dadurch in keiner Weise tangiert.

Macht es die alternative Vererbung klar, daß die essentialen Geschlechtsunterschiede einer Organismenart sich wie Rassenmerkmale verhalten, so geht aus Kreuzungen zweier verschiedener Arten hervor, daß sie sich mitunter auch wie Artmerkmale benehmen. Artbastarde, die sich von Rassenbastarden häufig dadurch unterscheiden, daß nicht die Eigenschaften eines Elters überwiegen und spalten, sondern die Mischlinge zwischen den Eltern in der Mitte stehen bleiben, sind nämlich mit einer gewissen Regelmäßigkeit halb-, beid- oder wechselseitige Zwitter. Wo die schönsten mittenstehenden Bastarde erzielt werden, ist auch der dabei mit auftretende Hermaphroditismus am häufigsten und vollkommensten; es ist dies in der Ordnung der Schmetterlinge der Fall. Smerinthus hybridus *Westwood,* der Bastard von Smerinthus ocellatus ♂ × Sm. populi ♀ ist oft hermaphroditisch, ebenso Saturnia danbii *Standfuß* (1892) und S. emiliae *Standfuß* (1892, 1896), die dunkleren und helleren, von *Caspari* gezüchteten Bastarde aus Sat. pavonia ♂ × Sat. pyri ♀ und erst recht die von *Standfuß* (1898) gewonnene Kombination aus drei Arten, und zwar aus dem Bastard Sat. pavonia ♂ ×

[1]) Zit. nach *Poll.*

spini ♀ als Vater und Sat. pyri als Mutter. Die Zwischenstellung all dieser Bastarde in bezug auf ihre äußeren Merkmale ist nicht als Mischung, sondern als Neben- und Übereinanderlagerung aufzufassen: die Artbastarde sehen so aus, als ob man die Stammarten nacheinander auf derselben Platte übereinanderphotographiert hätte (*Przibram* 1910, S. 42). Dieses Neben- und Übereinander betrifft dann eben auch die Gonaden. Bei Rassenkreuzungen von Schmetterlingen stellte sich nur in den Blendlingen aus Lymantria dispar ♀ mit dessen var. japonica ♂ *(Brake)* ein größerer Prozentsatz von Zwittern ein (vgl. auch *W. Raepke* und *Morgan,* 1909 b).

Lehren uns die bisherigen Versuche, daß die essentialen Geschlechtsunterschiede sich durchaus homolog den Rassen- und Artmerkmalen vererben, so zeigen die nun zu besprechenden Experimente, daß sie sich auch von äußeren Faktoren in gleicher Weise beeinflussen lassen wie jene. Da wir ja jetzt so ziemlich sicher wissen, daß bereits der unverschmolzene Keim, die Gamete, die Tendenz in sich trägt, nur eine von ihren beiden Geschlechtsanlagen auszubilden, übergehe ich die Versuche, welche nicht an unentwickelten oder unreifen Keimzellen, sondern erst an Embryonal- oder Larvenstadien unternommen wurden: so die von *Landois* mit Mast und Hunger an Vanessa urticae-Raupen, von *Mary Treat* mit denselben Faktoren an Papilio-, Vanessa antiopa- und Drysocampa-Raupen, von *Flammarion* mit violettem, dunkelrotem und hellblauem Licht, ebenfalls an Falterraupen; von *Born* und *Yung* mit verdickter Samenflüssigkeit und Ernährung an Froschlarven, von *Schenk* mit verschiedenen Stoffwechselverschiebungen der Mutter am menschlichen Fötus (vgl. auch *G. Cohn* und die lehrreiche Gegenüberstellung der beiden Hauptarbeiten *Schenks* bei *Lenhossék*). Diese Versuche sind teils negativ oder vieldeutig, teils nie wieder gelungen, teils unterliegen sie dem Einwand, daß das eine Geschlecht nicht durch seine faktische Determinierung, sondern durch erhöhte Sterblichkeit des anderen Geschlechtes im Endergebnis bevorzugt war *(Beard). Cuénot* widerlegte die vorhin erwähnten Raupen-, *Pflüger* (1882) und *King* (1907) die Kaulquappenversuche. — Unzweifelhaft positiv ist hingegen eine Reihe anderer experimenteller Ergebnisse, welche an niederen Tieren und Pflanzen die Möglichkeit einer willkürlichen Einflußnahme auf die germinale Geschlechtsdifferenzierung dartun.

Popoff (1908) hat Kulturen des peritrichen Infusors Carchesium polypinum unter dreierlei Temperaturbedingungen gehalten: Wärme-, Zimmer- und Kältekulturen. Das Zahlenverhältnis der Mikro- und Makrogameten in diesen Kulturen festzustellen, ist nicht möglich: denn erstens sind die Makrogameten nicht von indifferenten Zellen zu unterscheiden, zweitens lassen sich die Mikrogamenten wegen ihrer Kleinheit und Schnelligkeit schwer zählen. Man bekommt aber eine Vorstellung von der Geschlechtsanordnung, wenn man erstens die unveränderten Zellen (also die indifferenten und die Makrogameten zusammen) abzählt, zweitens die Zahl der in Zerfallsteilung, also in Mikrogametenbildung begriffenen Carchesium-Exemplare, drittens die Zahl der Kopulationen feststellt. — In Kältekulturen fanden sich 50%

unveränderte Carchesien, 40% in Mikrogametenbildung, 10% in Kopulation. Daraus läßt sich schließen: es haben sich wenige Makrogameten gebildet, daher die geringe Zahl der Kopulationen; und es haben sich viele Mikrogameten gebildet, von denen infolge Mangels an Makrogameten ein großer Überschuß kopulationslos zurückblieb. — In Wärmekulturen findet man 68% unverändert, gar keine Mikrogametenbildung, 32% Kopulationen: es haben sich wenige Mikrogameten gebildet, welche für Kopulation mit den zahlreichen Makrogameten gänzlich aufgebraucht wurden und noch einen ansehnlichen Prozentsatz überflüssiger Makrogameten zurückließen. Unter den unveränderten befinden sich nämlich viele jedenfalls nicht mehr im indifferenten, sondern bereits im Makrogametenstadium. — In Zimmertemperatur endlich fanden sich 66—70% aller Tiere in Kopulation, da hier offenbar Mikro- und Makrogameten in annähernd gleicher Zahl gebildet wurden. Hohe Temperatur befördert also die Entstehung von Makrogameten oder weiblichen, niedere Temperatur die Entstehung von Mikrogameten oder männlichen Geschlechtszellen, was hier, bei den Protisten, noch dasselbe ist wie Geschlechtsindividuen.

Vielfach sind zwei Arten des Süßwasserpolypen (Hydra) zu Untersuchungen über Geschlechtsbestimmung herangezogen worden. *Nußbaum* (1892) hat den grünen Armpolypen (Hydra viridis) verwendet, welcher meist Hermaphrodit ist, zuweilen aber auch in rein männlichen Exemplaren beobachtet wird. Es gelang *Nußbaum* bei den zwitterigen Polypen, durch dürftige Ernährung die Eibildung, durch reichliche Ernährung die Bildung der Hodenbläschen zu unterdrücken. Bekanntlich pflanzt sich Hydra außer durch Geschlechtszellen auch noch durch Knospung fort: *E. Schultz* (1906) konnte beim braunen Armpolypen (Hydra fusca) durch Hunger die schon beginnende Knospung aufhören und sich rückbilden lassen, wofür dann rege Hodenentwicklung eintrat. Durch *R. Hertwig* (1906 b) sicher nachgewiesen ist ferner bei Hydra die Bildung von Hoden durch Kälte. Wertvolle Beobachtungen hat *Hertwig* ferner über Knospung und Eibildung bei Hydren gemacht. Hydra besteht aus einem lichten schlanken Stiel und einem dunkleren, etwas umfangreicheren Körper, der die Magenhöhle, den Urdarm, in sich schließt. Die Knospung beginnt stets dort, wo Stiel und Körper aneinandergrenzen. Jede Knospe entsteht einzeln, aber in ganz regelmäßigen Abständen von jeder anderen Knospe und in rhythmischer Gesetzmäßigkeit. Die erste Knospe wächst, wie gesagt, an der Grenze von Stiel- und Magenregion als derjenigen Stelle, welche die günstigsten Assimilationsbedingungen darbietet; die nächste Knospe an der nächstgünstigsten Stelle, etwas höher und der ersten fast gegenüber; die dritte wiederum der zweiten gegenüber und etwas höher als sie usf. Verbinden wir die Fußpunkte der einzelnen Knospen, so entsteht eine schraubenförmige Linie. Wurden die Polypen reichlich gefüttert, so ist diese Spirale flach gewunden: die Knospen dürfen dann in verhältnismäßig geringen Höhenintervallen voneinander entstehen, ohne sich Nahrungskonkurrenz zu bereiten; eine eng begrenzte Gegend der Magenwand vermag

sie alle hinreichend mit Assimilaten zu versorgen. Indem die Knospen in diesem Falle an der unteren Magenregion ein dichtes Büschel bilden, hat dies den Irrtum veranlaßt, als sei die Knospungsfähigkeit überhaupt auf jene enge Zone begrenzt und als befänden sich sämtliche Knospen in einer Höhe. Werden die Polypen knapp gefüttert, so ändert sich das Bild sofort: wofern überhaupt noch neue Knospen entstehen, ist die ihre Fußpunkte verbindende Spirale folgerichtig steil gewunden.

Ganz nach demselben Rhythmus erfolgt nun die Eibildung. Die Übereinstimmung ist eine so große, daß, wo Hydren von der Knospung zur geschlechtlichen Fortpflanzung übergehen, das erste Ei gewiß an der Stelle entsteht, wo die nächste Knospe sich gebildet haben würde, also etwas höher und ungefähr gegenüber der letzten Knospe; und umgekehrt, beim Übergange der Geschlechtstätigkeit zur Knospung entsteht die erste Knospe dort, wo man das nächste Ei erwartet haben würde. Knospung und Eibildung haben, wie man schon daraus ersieht, ferner das Gemeinsame, daß sie unter günstigen Bedingungen (reichliches Futter und Wärme) statthaben, während die Hodenbildung, wie erwähnt, durch die entgegengesetzten ungünstigen Bedingungen angereizt wird. Die Determination des Geschlechtes ist also bei Hydra vollkommen gelungen; die Determination aber, ob Eibildung oder Knospenbildung, ob geschlechtliche oder ungeschlechtliche Fortpflanzung, ist auch *Hertwig* bisher nicht gelungen.

Anfänge, selbst diese letzte Schwierigkeit zu beheben, lassen die Versuche von *Whitney* (1907) an Hydra viridis erkennen, welche die beim grünen Armpolypen obwaltenden Verhältnisse im übrigen etwas komplizierter darstellen: „Wird Hydra viridis genügend lange niedriger Temperatur ausgesetzt, worauf eine Periode höherer Temperatur und Hunger folgt, so entwickelt sie Hoden und Eier. Polypen, welche vorher nicht der niedrigen Temperatur unterworfen wurden, entwickeln während der Nahrungsentziehung keine Reproduktionsorgane. Hydra muß, um Eier zu produzieren, länger der Kälte unterworfen werden, als wenn sie Hoden bilden soll. Nahrungsüberfluß nach der Kälteperiode unterdrückt die Bildung von Hoden und Eiern. Eine Hydra, welche Hoden und Eier hervorbringt, kann Knospen bilden, die allenfalls auch ihrerseits Hoden und Eier hervorbringen. Große Individuen bringen sowohl Hoden wie Eier hervor, aber kleine Exemplare erzeugen nur Hoden. Niedere Temperatur mit darauf folgender höherer veranlaßt rapide Knospung ohne Rücksicht auf die Nahrungsverhältnisse.“

Nußbaum experimentierte des weiteren (1897) an dem Rädertierchen Hydatina senta. Hydatina vermehrt sich parthenogenetisch durch weichschalige Sommereier und zweigeschlechtlich durch hartschalige, größer werdende Winter- oder Dauereier. Den jungfräulichen Sommereiern kann man es zuweilen (aber nicht immer) schon gleich ansehen, ob sie Männchen oder ob sie Weibchen liefern werden: im letzteren Falle sind sie manchmal etwas größer, aber noch nicht so groß wie die befruchtungsbedürftigen Dauereier. Weibliche und männliche Eier werden

aber nicht im Eierstock ein und desselben Weibchens produziert, sondern nach *Leydig, Cohn* und *Maupas* legt ein Weibchen immer nur eine bestimmte Sorte von Eiern, entweder männliche oder weibliche; das Geschlecht des zuerst gelegten Eies ist entscheidend für das aller nachfolgenden. Wenn *Nußbaum* die Weibchen gleich nach dem Verlassen des Eies sehr reichlich ernährte, so legten sie nur weibliche Eier; bot er ihnen dagegen kärgliche Nahrung, so brachten sie nur männliche Eier hervor. Wurde mit der verschiedenen Ernährungsart später als knapp nach dem Verlassen der Eischale begonnen, so fruchtete sie nichts mehr: weil dann die zu künftiger Ablage bestimmten Eier schon angelegt und sexuell determiniert sind.

Schon vor *Nußbaum* hatte sich *Maupas* mit der Geschlechtsbestimmung von Hydatina beschäftigt und die Temperatur als maßgeblichen Regulator befunden. Bei hoher Temperatur entstehen Männchen, bei niedriger Weibchen. Das Resultat widerspricht nur scheinbar dem früher für Carchesium und Hydra erwähnten, wonach gerade die Kälte Männchen erzeugt. Denn wie *Nußbaum* (1897) richtig auseinandersetzt, handelte es sich offenbar bei *Maupas* gar nicht um direkte Temperaturwirkung, sondern um indirekte Beeinflussung des Stoffwechsels durch die Temperatur. In der Wärme ist der Stoffwechsel gesteigert, daher der Nahrungsverbrauch größer, wobei noch das massenhafte Absterben der als Futtertiere verwendeten Infusorien (Euglena) hinzutritt. Einen dritten äußeren Faktor, nämlich den Einfluß chemischer Agentien, haben *Shull* und später auch *Whitney* (1910) an Hydatina als geschlechtsbestimmend wirksam befunden, während andere Autoren auf Grund ihrer Versuche die Wirksamkeit äußerer Faktoren überhaupt in Abrede stellen mußten und innere Faktoren an ihre Stelle setzten: *Punnett* fand lediglich Männchen bzw. Weibchen produzierende Vererbungslinien („strains"), *Whitney* ursprünglich (1908) nur das Alter der Familien entscheidend.

Ein ähnlicher Effekt wie bei Hydra und Hydatina konnte von *Maupas* durch das Hilfsmittel der Ernährung bei den Fadenwürmern Rhabditis elegans und Rhabditis Caussaneli nicht erzielt werden. Rhabditis zeigt bekanntlich eine Form des Generationswechsels, die sogenannte Heterogonie, bei welcher hermaphroditische, sich selbst befruchtende von getrennt-geschlechtlichen Generationen gefolgt werden. Ob nun die hermaphroditischen Individuen gut oder schlecht genährt wurden: immer brachten sie Männchen oder Weibchen in gleichem prozentualen Verhältnis hervor (vgl. auch *Potts*, 1908).

Wiederum erfolgreich waren hingegen Versuche an einem Wurme namens Dinophilus apatris. Ein Umstand, welcher ihn für Erforschung der geschlechtsbestimmenden Ursachen geeignet erscheinen ließ, besteht in der vor fast 30 Jahren gemachten Beobachtung *Korschelts*, daß sich an seinen reifen, aus dem Ovarium in die Leibeshöhle übergetretenen, später zu mehreren beisammen in Kokons abgelegten Eiern zweierlei Formen unterscheiden lassen: die einen sind groß (0·113 : 0·086 *mm*), oval und wegen

der in ihnen aufgespeicherten Dotterkörnchen von trübem und undurchsichtigem inneren Bau; die anderen — geringer an Zahl — zeigen eine mehr rundliche Gestalt, sind beträchtlich kleiner (0·036 : 0·030 *mm*) und von durchsichtiger, klarer Beschaffenheit. *Korschelt* trennte die befruchteten Eier beider Kategorien voneinander und fand, daß aus den großen Eiern weibliche, aus den kleineren männliche Tiere entstehen. Der Größenunterschied bleibt noch bei den erwachsenen Tieren bestehen, denn die Weibchen sind 1·2 *mm*, die Männchen 0·04 *mm* lang.

Malsen knüpft an diese Beobachtung *Korschelts* an und kultivierte Dinophilus in verschiedenen Temperaturen und Ernährungsverhältnissen: bei gemäßigter Zimmertemperatur waren rund dreimal so viele Weibchen wie Männchen vorhanden (2·4 : 1), in Kältekulturen aber mehr als viermal so viel Weibchen (4·3 : 1), und zwar bereits nach einer Kulturdauer von etlichen Wochen. In Wärmekulturen hingegen war die Zahl der Weibchen derjenigen der Männchen gleich (1 : 1). Also dasselbe Resultat wie vorhin bei Hydatina: in niedriger Temperatur mehr Weibchen, in hoher Temperatur mehr Männchen. Auch hier stellt es sich heraus, daß wir keinen unmittelbaren Temperatureinfluß darin erblicken dürfen, sondern nur einen vermittelnden Einfluß auf den Ernährungszustand, der dann erst seinerseits die Geschlechtsbestimmung veranlaßt. Dies ergibt sich aus Fütterungsversuchen und aus Untersuchung der Ovogenese. Eine Mastkultur erwies sich zwar bei Dinophilus als undurchführbar; Hungerkulturen aber ermöglichten wie in sämtlichen anderen Versuchen eine verhältnismäßige Steigerung der Männchenzahl (Weibchen zu Männchen wie 1 : 1·7, gegenüber 2·4 : 1 im Normalfall). War die Schlußfolgerung, daß die Temperatur nur mittelbar durch die Ernährung wirkt, richtig, so mußte eine geeignete Kombination von Hunger und Kälte die Wirkung aufheben: es ergab sich in der Tat das Verhältnis Männchen zu Weibchen wie 1 : 2·5, also bis auf ein Zehntel genau wie in der Normalkultur. Die Ovogenese von Dinophilus geht in der Weise vor sich, daß die Eibildungszellen bis zu einem bestimmten Punkte an Größe zunehmen, dann aber zu mehreren miteinander verschmelzen. Zur Bildung der größeren weiblichen Eier verschmelzen, da die Verschmelzungsgröße der Ovozyten konstant ist, mehr Eibildungszellen als zur Bildung der kleinen männlichen. Wenn nun bei hoher Temperatur der Stoffumsatz und Nahrungsbedarf gesteigert ist, können nicht so viele Eibildungszellen die zur Erreichung der Verschmelzungsgröße erforderliche Nahrungsmenge geliefert bekommen, es sind folglich immer nur so wenige zur Verschmelzung verfügbar, daß männliche Eier daraus entstehen müssen. In der Kälte hinwiederum werden zwar, absolut genommen, weniger Ovozyten gebildet, aber sie erreichen in genügender Anzahl gleichzeitig die Verschmelzungsgröße, um nun weibliche Eier zu ergeben. Ob also weibliche oder männliche Eier gebildet werden, ist auch hier abhängig von der Nahrungsaufnahme, in erster Linie von der Nahrungsaufnahme des ganzen Wurmes, in letzter Linie von der Ernährung der heranreifenden unbefruchteten Ovozyten.

Das nächste Glied der Tierreihe, welches zu Experimenten über Geschlechtsbestimmung gedient hat, ist das Salinenkrebschen (Artemia salina). Erniedrigung des Salzgehaltes bringt nach *Schmankewitsch* hier Weibchen, Erhöhung der Konzentration Männchen hervor. Das gleiche Resultat sah *Schmankewitsch* auch bei anderen niederen Krebsen, und zwar bei den Cladocerengattungen Daphnia und Moina. Geringe Konzentration erzeugt Sommereier, aus welchen auf parthenogenetischem Wege lauter Weibchen entstehen, starke Konzentration erzeugt Männchen und hartschalige Dauereier. Wieder erkennen wir die Ernährung als direkt maßgebenden Faktor, der von anderen Faktoren nur indirekt beeinflußt wird. Niedriger Salzgehalt fördert, hoher Salzgehalt hemmt die Ernährung.

Ähnliche chemische Einwirkungen, wie wir sie in Arbeiten von *Shull* und *Whitney* (1910) für Hydatina kennen gelernt haben, erzielte *Langhans* auch bei Daphnia: die teils auf O-Mangel, teils auf Anhäufung von CO_2 und ammoniakalischen Stoffwechselprodukten beruhende Veränderung des Wassers in sehr gedrängten und algenarmen Kulturen wirkt oft, aber nicht regelmäßig (*Woltereck* 1909, *Papanicolau*) in gleichem Sinne wie Herabsetzung der Temperatur und Ernährung, also ebenfalls durch herabgeminderte Assimilation. Versuche von *Woltereck* (1911 a) mit sauren und alkalischen, kalk- sowie kochsalzreichen und -armen Wässern „ergaben sämtlich so unsichere und widerspruchsvolle Resultate, daß er den chemischen Veränderungen des Wassers keinenfalls mehr als einen gelegentlichen indirekten Einfluß, durch Eingreifen in die Assimilationsvorgänge, zuerkennen möchte. Außerdem wirken diese chemischen Veränderungen in günstigem oder ungünstigem Sinne auf die zur Ernährung der Daphnien dienenden Kleinalgen sowie auf die Bakterien und Infusorien ein, welche ihrerseits diese Nahrungsalgen stark beeinträchtigen können. Schon dadurch wird natürlich die Wirkungsweise der chemischen Agentien sehr kompliziert und — bisher — undeutlich“.

Issakówitsch (1905) unternahm sorgfältige Zuchtversuche gleichen Problemes an einer dritten Cladocerengattung, der Daphnide Simocephalus vetulus. Er stellte je zwei Kulturen bei 24 und bei 16° C, eine Kultur bei 8° auf und besetzte alle fünf mit je einem parthenogenetisch sich fortpflanzenden Weibchen. Die eine Warmkultur brachte überhaupt nur Weibchen hervor, welche sich 6 Generationen lang durch jungfräuliche Zeugung fortpflanzten, schließlich aber durch Erschöpfung der Fortpflanzungsfähigkeit ausstarben. Die zweite Warmkultur brachte unter Hunderten von Weibchen nur einige wenige Männchen hervor und endete auch an schließlichem Schwinden der Vermehrungsfähigkeit. Die 16°-Kulturen produzierten anfangs auch nur Weibchen, später aber in zunehmender Zahl auch Männchen. Die Kältekultur zeigte die stärkste Tendenz zur Männchenbildung, so daß sie in kürzester Frist infolge Mangel an Weibchen aussterben mußte. Eine zweite Versuchsreihe von *Issakówitsch* sollte den Einfluß der Ernährung feststellen. Bei konstanter Temperatur von 24° wurde eine Partie der Versuchstiere in nährstoffhaltigem,

die andere Partie in filtriertem Brunnenwasser gehalten. Trotz der hohen Temperatur, welche der Produktion von Weibchen hätte günstig sein müssen, kamen im filtrierten Wasser fast lauter Männchen zum Vorschein; die wenigen Weibchen aber lieferten nur befruchtungsbedürftige Dauereier, was sonst in der Kälte eintritt, während die Wärme nicht befruchtungsbedürftige Sommer- oder Subitaneier hätte zeitigen müssen. Endlich entnahm *Issakówitsch* einer Warmkultur (24°) die gesamte Nachkommenschaft eines parthenogenetischen Weibchens und verteilte sie auf zwei Gruppen, wovon die eine weiter bei 24, die andere bei 8° gezüchtet wurde. Diesen Versuch wiederholte der genannte Forscher sechsmal. Jedesmal aber zeigte sich die uns nun schon bekannte Erscheinung, daß in der Wärme dauernde Produktion von parthenogenetischen Weibchen, in der Kühle eine Produktion von Männchen und befruchtungsbedürftigen Weibchen stattfand. Man kann die Versuche von *Issakówitsch* übereinstimmend mit den früheren folgendermaßen zusammenfassen: Wärme wirkt durch Steigerung, Kälte durch Herabsetzung der assimilatorischen Tätigkeit. Ist die Ernährung so weit gesunken, daß der mütterliche Organismus nicht mehr imstande ist, dem Ei die behufs Entwicklung zum Weibchen nötige Nahrung zu bieten, so entwickeln sich die Eier zu Männchen. Sinkt die Ernährung noch tiefer, so tritt eine Anzahl primärer Eizellen zusammen, und es entsteht auf Kosten aller ein einziges Geschlechtstier, ein befruchtungsbedürftiges Weibchen. Neben äußeren Faktoren läßt *Issakówitsch* (besonders 1908) auch innere gelten: Depressionszustände des Ovariums, die durch fortgesetzte Parthenogenese geschaffen werden und die Kernplasmarelation (von der später genauer die Rede sein soll) stören. Doch sind die Versuche von *Issakówitsch* nicht ohne Widerspruch geblieben:

Auf Grund vergleichender Beobachtungen hat *Strohl* erschlossen, „daß die Cladocerenzyklen nicht von direkt wirkenden, äußeren Faktoren abhängig, vielmehr als nützliche Anpassungen durch innere Ursachen beherrscht und der Vererbung unterworfen sind“. Ebenso ergaben sich aus Experimenten von *Olga Kuttner* folgende Resultate: „Weder durch höhere oder niedere Temperatur noch durch reichliche oder ungenügende Ernährung ist es möglich, einen Einfluß auf das Geschlecht der Nachkommen oder auf die Art der entstehenden Eier auszuüben, auch dann nicht, wenn man die betreffenden Faktoren bereits auf ganz junge Tiere mit noch völlig undifferenzierten Ovarien einwirken läßt. Das Geschlecht der Tiere beruht also lediglich auf der schon im Ei enthaltenen und durch die Vererbung überlieferten Anlage, an der durch äußere Einflüsse nichts geändert werden kann.“ Auch durch *Keilhack* wurde für Polyphemus das Bestehen eines doppelten, innerlich bedingten Jahreszyklus im Sinne von *Weismann* bestätigt.

Vielversprechende Ansätze, die Widersprüche zu beseitigen, bringen die neuen Arbeiten von *Woltereck* (1911 a, b), *Papanicolau, Mc. Clendon* und *v. Scharfenberg.* Zunächst wird freilich, wie *Woltereck* (1911 a, S. 94) selbst sagt, die Frage dadurch keineswegs vereinfacht, aber dennoch besser geklärt als je

zuvor. Die Wirksamkeit äußerer Faktoren (Temperatur, chemische Agentien, Ernährung) wurde bekräftigt, zugleich aber dahin eingeschränkt, daß die Einflußnahme nur in gewissen „labilen“ Perioden möglich ist, „die zwischen einer vorhergehenden Periode unbedingter Parthenogenesis und einer (in vielen Fällen) nachfolgenden Periode ebenso unbedingter Bisexualität liegt“ (*Woltereck* 1911 a, S. 96). *v. Scharfenberg* fügte den Nachweis hinzu, daß „die Tendenz zur Bildung von befruchtungsbedürftigen Dauereiern auch in dem gleichen Weibchen von einem Wurf zum anderen zunimmt“ (zuerst mitgeteilt von *Woltereck* 1909, S. 150).

Beide Gesetzmäßigkeiten haben *Mc. Clendon,* dieser ohne die Ergebnisse *Wolterecks* zu kennen, und eigentlich auch *Papanicolau* (1910 a) wiedergefunden: „Schon bei der dritten Generation, manchmal auch bei der zweiten (von Simocephalus vetulus — Ref.) zeigten sich Verschiedenheiten zwischen den Tieren, die aus den ersten Geburten hervorgegangen sind, und denen, die aus den späteren stammen. Die Tiere der ersten Geburten haben eine große Tendenz zur Parthenogenesis, die der späteren eine kleinere oder größere Tendenz zur Sexualität.“ Durch Selektion der ersteren oder letzteren konnte man die eine oder andere Fortpflanzungsform beinahe in Permanenz bekommen. Gegenüber Simocephalus bietet Moina rectirostris eine große Beobachtungserleichterung, da die verschiedenen Eisorten verschieden gefärbt sind: violett die parthenogenetischen ♀-, violettblau die ♂-, blau die zur Dauereibildung übergehenden ♀-Eier; endlich gibt es trübe Eier, deren Entwicklungsprodukte später der Degeneration anheimfallen. — Eben diese Degenerationserscheinungen, mit denen alle Zuchten *Papanicolaus* enden, haben ihn veranlaßt, in der zweiten Arbeit (1910 b) seine eigenen Resultate sowie die der übrigen Autoren als unzureichend zu bezeichnen: bedeutende Größenunterschiede der (Darmepithel-) Zellen in den verschiedenen Kulturen (die hungernde Zelle durchschnittlich viermal so groß als die Wärmezelle) brachten ihn zur Ansicht, daß die äußeren Faktoren überall zu heftig angewendet worden waren, um von ihrer Wirkungsweise auf die Fortpflanzung ein richtiges Bild zu geben. *Wolterecks* und *Scharfenbergs* Kulturen hingegen blieben von solchen Degenerationen verschont, und sie führen diese auf unnatürliche Ernährung (mit Brei aus zerriebenen Diatomeen und Grünalgen) zurück. Die Schwierigkeit kann aber den Eindruck nicht verwischen, daß die drei zuletzt genannten Forscher im wesentlichsten Punkte übereinstimmen. Ich bezeichnete diesen Punkt vorhin mit Worten *Wolterecks,* bezeichne ihn jetzt, um die tatsächliche Übereinstimmung hervortreten zu lassen, mit Worten *Papanicolaus:* „Wir können nämlich weder die kräftigen parthenogenetischen Tiere der ersten Generationen und Geburten zur Sexualität bringen, noch die erschöpften geschlechtlichen Tiere der späteren Generationen und Geburten zur Parthenogenesis zurückführen. Nur bei einer mittleren Periode, bei welcher die Kolonie den Übergang zwischen Parthenogenesis und Sexualität durchmacht, können wir durch äußere Einwirkung einen Einfluß zugunsten der einen oder der anderen Fortpflanzungsweise geltend machen.“ Die

früheren Beobachter hatten, weil sie mit Tieren von unbekannter Genealogie arbeiteten, die Reaktionsweise der ihnen zufällig untergekommenen Generationsreihen auf den gesamten Generationszyklus verallgemeinert.

Ein Ergebnis, das *Woltereck* (1911 a, S. 101 ff., auch 1911 b) vorbringt, gewinnt für unsere Anschauung vom Wesen der Geschlechtsunterschiede besondere Bedeutung: nämlich die sogenannte „Nachwirkung (Präinduktion)" oder Bestimmung des Geschlechtes der Enkel. Temperatur, Nahrung, Chemismen, zu denen sich noch Amputationen (z. B. einer Antenne, wodurch Bewegungsvermögen und Nahrungserwerb beeinträchtigt werden) und Infektionen mit Mikrosporidien gesellen, nehmen ihren geschlechtsdeterminierenden Einfluß in folgenden Epochen der Eibildung: „Erstens kurz ehe das Ei aus dem Ovarium austritt, zu welcher Zeit das Geschlecht definitiv festgelegt wird. . . Zweitens auf viel früheren Stadien, nämlich *a)* im undifferenzierten Keimlager des Ovariums für künftige Würfe, *b)* in der Gonadenanlage des Dauerei-Embryos, *c)* im reifenden weiblichen Ei für die nächste Generation. Während dieser drei kritischen Perioden scheint mit den Geschlechtsanlagen eine Veränderung („Reifung") zu geschehen oder zu beginnen" (S. 127). Betrachtet man dies Ergebnis, welches auch schon von den Bearbeitern der Rotatoriengattung Hydatina erzielt worden war, im Lichte der „Vererbung erworbener Eigenschaften", so muß man sagen, daß hier die Eigenschaft, einem bestimmten Geschlechte anzugehören, erworben und vererbt wurde. Folgen die Nachkommen dem Geschlechte, welches bereits dem Ovarialei, aus dem die Eltern hervorgingen (also durch Einwirkung auf die Großeltern), aufgezwungen worden war, so gleicht der Fall dem durch *Standfuß, Fischer, Pictet, Schroeder, Kammerer* u. a. beigebrachten, einschlägigen Erkenntnismaterial; erfolgte die Einwirkung aber so spät, daß das Geschlecht der Eltern nicht mehr zu verändern war, sondern der Erfolg des experimentellen Faktors erst bei den Nachkommen zur Geltung kommt, dann ist der Fall homolog den namentlich durch *Tower* (1906) bekannt gewordenen Beispielen einer Veränderung, die nicht mehr den bereits fertigen Körper der den verändernden Bedingungen unterworfenen Generation, sondern erst den unfertigen Keim der späteren, wenn auch dann normal behandelten Generation betrifft. Daran schließt sich die Erwägung, daß der Streit betreffs der Übertragungsweise individuell erworbener Charaktere (ob durch physiologische Reizleitung oder physikalische Induktion des Keimplasmas) hier seinen Boden verliert: denn die erworbenen Veränderungen sind schon von vornherein solche des Keimplasmas, das, von äußeren Reizen getroffen, seine eigene Wandlung an die Nachkommen weitergibt. In diesem Sinne haben wir hier die einfachste, eindeutigst analysierbare „Vererbung erworbener Eigenschaften" vor uns, und dies gilt nicht nur von der Präinduktion des Geschlechts, sondern ebenso von den Fortpflanzungszyklen der Daphniden überhaupt: „Wenn man das Vererbung erworbener Eigenschaften nennen will", sagt *Woltereck* schon 1909, S. 153, „so muß man darüber klar sein, daß solche Assimilationseigenschaften (Reaktionsintensitäten) und ihre Veränderungen nicht

nur das Soma, sondern stets auch gleichzeitig die Gonade und darin das Keimplasma betreffen müssen.“ Und weiter ebenda S. 171: „Danach verhält sich die Fähigkeit, parthenogenetische ♀-Eier zu produzieren, ganz ebenso wie diejenige, einen Helm oder eine Spina oder eine farbige Pigmentierung zu bilden, kurz wie die erbliche Potenz irgend eines anderen morphologischen oder physiologischen Quantitativmerkmals. Wie alle anderen, so hat auch dieses Merkmal zweierlei Ursachen für seine spezifische Ausprägung: äußere Milieufaktoren und die innere, erbliche, spezifische Potenz. Wie bei der Entfaltung jedes Merkmals sehen wir auch hier bald die äußeren Faktoren, bald die inneren schließlich die Oberhand gewinnen.“ Auf die Übertragungsweise anderer erworbener Eigenschaften soll damit nichts verallgemeinert sein; ich wollte nur aufmerksam machen, daß die physikalische Beeinflussung des Geschlechtes unter diese Erscheinung subsumiert werden kann und daß das empfangende und weitergebende Organ identisch ist: das Keimplasma.

In solcher Auffassung der Geschlechtsmerkmale wird man bestärkt durch merkwürdige, von *Woltereck* aufgedeckte, aber in seinen bisherigen Arbeiten nur andeutungsweise (am deutlichsten im Vortrag für den Zoologenkongreß 1910) beschriebene Korrelationen zwischen Fortpflanzungsform und der Gestalt variabler Körperteile, z. B. der Kopfhöhe: geringe Kopfhöhe ist mit starker parthenogenetischer Vermehrung verknüpft etc. Jedem Nahrungsquantum entspricht — bei gegebener Temperatur — eine spezifisch bestimmte Kopfhöhe, ebenso eine bestimmte Ausbildung des Fettkörpers und Ovars. Es „besteht eine ausgesprochene Konkurrenz zwischen den Ovarien einerseits und den Helmbildungszellen andrerseits. Es hängt von mehreren Faktoren des Assimilationsprozesses (Qualität der Nahrung, Temperatur usw.), ferner von dem speziellen Charakter des betreffenden Biotypus, endlich wesentlich von der Generationszahl ab, ob im einzelnen Falle die Ovarien oder die Helmbildungszellen in diesem Kampf um die Blutstoffe mehr begünstigt sind“ (*Woltereck* 1909, S. 128, 129). Von solchen Korrelationserscheinungen werden wir gewiß noch sehr wertvolle Aufschlüsse über das Wesen der Geschlechtsbestimmung zu erwarten haben. Auch *Russo* berücksichtigt sie am Haarkleid des Kaninchens und will die Rezessivität gewisser Farbmerkmale durch Fütterung und Injektion mit Lecithin, das zugleich die Geschlechtsbestimmung in weiblicher Richtung verschieben soll, in teilweise Dominanz umgeändert haben.

An der Rosen- und Nelkenblattlaus (Aphis rosae und dianthi) wurden die ältesten Versuche ausgeführt, welche überhaupt betreffs der Geschlechtsbestimmung existieren. Es sind dies die Versuche von *Kyber* aus dem Jahre 1813. Bereits *Kyber* wies nach, daß, wenn diese Tiere mit frischer und reichlicher Nahrung versorgt werden, sie sich fort und fort auf jungfräulichem Wege vermehren und nur weibliche Individuen erzeugen. Es gelang ihm, auf diese Weise vier Jahre hindurch die Bildung von männlichen Individuen zu verhindern. So-

bald weniger oder nicht in tadellosem Zustand der Frische befindliche Nahrung gereicht wird, trat eine männliche Generation auf. Es stimmt dies ja mit den Verhältnissen im Freien, wo im Herbste, wenn das Laub verwelkt, Männchen zu entstehen beginnen. Auch ein Einfluß der Feuchtigkeit (hohe Luftfeuchtigkeit weibchen-, niedrige männchenbestimmend oder besser mitbestimmend) ist für Blattläuse als wahrscheinlich anzunehmen. Neuerdings hat sich besonders *T. H. Morgan,* der seit 1903 viele Arbeiten über Geschlechtsbestimmung lieferte, mit Blattläusen (Aphis div. spec.) und Wurzelläusen (Phylloxera div. sp.) beschäftigt, besonders 1906, 1908 b, 1909 a, d. Doch blieben seine Untersuchungen über äußere Faktoren, Untersuchungen, bei denen Miß *N. M. Stevens* (1904, 1906, 1909) die zytologische Durcharbeitung übernahm, negativ: weder Temperatur- noch Ernährungseinflüsse schienen bei der Rosenblattlaus wirksam zu sein, ebensowenig, als die zum Futter dienenden Rosenzweige in verschiedene Salz-, Magnesium-, Calcium-, Potassium- und Lithiumlösungen gestellt wurden. Gegen Temperaturwirkung sprechen ferner *Morgan*s Funde von Geschlechtstieren noch im wärmsten Hochsommer, umgekehrt von parthenogenetischen Tieren bis in den Spätherbst. Wurden solche Spätlinge ins Gewächshaus genommen, so blieb die Parthenogenese in Permanenz. Leider hat *Morgan* hierzu keine Kontrollzucht bei niedriger Temperatur gehalten, so daß man nicht weiß, ob das Resultat der Wärme oder, wie *Morgan* lieber anzunehmen scheint, dem Überschreiten, Entgehen („escape") der kritischen Periode zuzuerkennen ist, in der die Produktion der sexuellen Generation aus inneren Ursachen determiniert wird. In der Folge wendet sich *Morgan* immer mehr dem inneren Ursachenkomplex zu und studiert die zytologischen Grundlagen der geschlechtlichen Differenzierung, worauf wir an späterer Stelle kurz zurückkommen. Hier sei noch die Bemerkung gestattet, daß aus der — von *Morgan* selbst wiederholt hervorgehobenen — Parallelität des Fortpflanzungszyklus der Pflanzenläuse mit der der Cladoceren und Rotatorien ähnliche Gesetzmäßigkeiten und ähnliche Fehlerquellen der Untersuchung zu erschließen sind. „Unzeitgemäße" Funde von jungfräulichen Weibchen und Dauereibildung sind auch dort keine Seltenheit; sie beweisen das erbliche Fixiertsein der Zyklen bis zu einem gewissen Grade, ohne gegen den ursprünglich oder in gewissen Fällen noch jetzt wirksamen Einfluß der Lebensumstände etwas auszusagen. Vielleicht gibt es auch bei den Pflanzenläusen labile und stabile Perioden, die miteinander alternieren.

Auf botanischem Gebiete liegen folgende wichtigste Tatsachen vor: *Prantl*[1]) stellte fest, daß Sporen der Farnkräuter Osmunda regalis und Cystopteris thalictroides auf stickstofffreiem Boden nur unvollkommene Vorkeime (Prothallien) lieferten, welche ausschließlich Antheridien, das sind Behälter für männliche Keimzellen, trugen. Enthielt die Nährlösung jedoch Ammoniumnitrat oder wurden den zuerst ohne Stickstoff gezüch-

[1]) Zitiert nach *O. Schultze* (1903).

teten Vorkeimen nachträglich N zur Verfügung gestellt, so kam es zur Bildung von Archegonien, das sind Behälter für weibliche Geschlechtszellen. Oder es werden bereits entstandene Antheridien sogar rückgebildet und die Vorkeime werden rein weiblich. Auch sehr dichte Aussaat, die natürlich zu ungenügender Ernährung führt, bewirkt die Entwicklung rein männlicher Vorkeime. Damit steht in Einklang, daß der Mais in Süddeutschland, wo er nur als Grünfutter gebaut und dicht gesät wird, nur wenige und verkümmerte, in Italien dagegen, wo er weitläufig gebaut wird, reichliche Fruchtkolben ansetzt, während die männlichen Blütenähren in beiden Ländern wohlentwickelt sind. Die Wassermelonen, welche für gewöhnlich Zwitter sind, bei denen aber die Staubblüten zuerst zum Vorschein kommen („proterandrische Hermaphrodisie"), lassen es bei schlechten Dungbeeten mit der Erzeugung von Staubblüten bewenden und bilden überhaupt keine Fruchtblüten. Nach *De Vries*[1]) wird der innerste Kreis von Staubblättern des Mohnes (Papaver somniferum) bei guter Ernährung in Fruchtblätter umgebildet, welche Erscheinung sogar erblich wird. Ganz entsprechende Ergebnisse erhielten *Bauke*[1]) für Cyatheaceen, *Schacht*[1]), *Milde*[1]), *Duval*[1]), *Jone*[1]) und *Buchtien*[1]) für Schachtelhalme (Equisetaceen). Auch *Noll* fand, daß Sporen von Equisetum Telmateja bei Mangel an Phosphaten rein männliche Vorkeime lieferten. Nach *G. Klebs* läßt sich auch das Licht als Vermittler der Kohlensäureassimilation geschlechtsdeterminierend verwenden, indem die Schachtelhalme sowie die normalerweise zwitterige Grünalge Vaucheria repens bei Lichtmangel oder sonstigen ungünstigen Entwicklungsbedingungen nur männliche Keimzellen bilden.

Viele höhere Pflanzen haben jedoch mit den Wirbeltieren die schwierige Beeinflußbarkeit des Geschlechtes gemeinsam. Mehrere Jahre fortgesetzte Zuchtversuche *Noll*s an dem Lebermoos Marchantia, *Strasburger*s an der Lichtnelke Melandrium, *Oskar Schultze*s am Spinat hatten auf keinerlei Weise ein positives Ergebnis. Ebenso die Bemühungen von *Elie* und *Emile Marchal* an den Laubmoosen Ceratodon purpureus, Barbula unguiculata und Bryum argenteum, das Geschlecht eines Prothalliums bekannter Herkunft dadurch umzustimmen, daß sie Stücke davon abschnitten, welche regenerieren und nun unter verschiedenen äußeren Bedingungen weiterkultiviert wurden. Allein die Regenerate hatten immer dasselbe Geschlecht wie das Ausgangs-Prothallium. Doch liegt hier der Einwand nahe, daß die Beeinflussungsversuche erst einsetzten, nachdem das Geschlecht in früheren Stadien bereits unwiderruflich festgelegt war. Der Farn Onoclea struthiopteris ist nach *Campbell* (zit. bei *Twist*) streng diözisch. *Twist* gelang es aber, durch Übertragung in bestimmte Nährlösungen oder Wechsel mit diesen, bis zu 50% der rein weiblichen Prothallien doch zur Ausbildung von Antheridien zu veranlassen. Auf die wichtigen Arbeiten von *Blakeslee* an Schimmelpilzen, von *Perrin* an Farnen kann ich noch hinweisen, aber nicht mehr des näheren eingehen.

---

[1]) Zitiert nach *O. Schultze* (1903).

Daß zumindest die Hoffnung, erfolgreiche Geschlechtsbestimmung bei höheren Pflanzen zu erreichen, keine unbegründete ist, zeigen die eigentlich zu anderen Zwecken, nämlich mit Hinblick auf das Problem des Artenwandels, angestellten Experimente von *Blaringhem* an Zea Mays pennsylvanica, von *G. Klebs* an Sempervivum acuminatum, in denen Amputationen und Torsionen der Hauptachse, Kultur unter abnormalen Feuchtigkeits-, Düngungs- und Lichtbedingungen ein Auftreten von Staubgefäßen in den sonst nur Stempelblüten enthaltenden Fruchtähren, eine Umwandlung von Spelzen zu Narben in den sonst nur Staubblüten enthaltenden männlichen Ähren von Zea Mays *(Blaringhem)*, Veränderung von Zahl und Stellung der Staubgefäße, Verwandlung der Staub- in Blumenblätter, ganzer Blüten in Laubblattrosetten bei Sempervivum *(G. Klebs)* zuwege brachten. Indem all diese Transmutationen von Getrenntgeschlechtlichkeit zur Zwitterigkeit, von Sexualität zu Asexualität auch auf die normal kultivierten Nachkommen übergehen können, begegnet uns abermals die bedeutsame Tatsache, daß nicht nur das angeborene Geschlecht sich zu vererben tendiert, sondern daß diesbezüglich von außen induzierte Änderungen, also das individuell erworbene Geschlecht, ebenfalls von dieser bisher nur für somatische Merkmale hinreichend gewürdigten Regel keine Ausnahme bilden.

Zu den künstlich erzielten Übergängen von Eingeschlechtlichkeit zum Hermaphroditismus gehören noch Versuche von *Figdor*, bei Humulus japonicus, einer normalerweise eingeschlechtlichen (diklinischen) Pflanze, verschiedene Formen des Hermaphroditismus an männlichen Individuen dadurch hervorzurufen, daß er bei letzteren vermittelst bestimmter chemischer Lichtintensität, verbunden mit Nahrungsmangel, geringer Luftfeuchtigkeit und niedriger Temperatur, Zwergwuchs (Nanismus) erzeugte. Daß es sich um Hermaphroditismus verus handelte, wird erwiesen, da in einzelnen Fällen von derartigen Blüten, wo das eine oder andere Staubblatt in ein Gynoeceum umgewandelt worden war, keimfähige Samen geerntet wurden. Hierher gehört endlich die von *Iltis* beobachtete, parasitäre Kastration der Maisähren durch Ustilago Maydis, als deren Folge androgyne Blütenstände auftreten. Der Fall ist ähnlich zu beurteilen wie das Auftreten von Ovula im parasitär kastrierten Krabben(Inachus)männchen (*G. Smith* 1906), wovon das IV. Kapitel näheres bringen wird.

Von den Wirbeltierversuchen haben wir schon im Anschlusse an die Erwähnung statistischer Ergebnisse manches gehört; denn da die statistischen Erhebungen sich sämtlich auf Wirbeltiere, und zwar den Menschen und Haussäugetiere, und nur einige auch auf Pflanzen beziehen, lag es nahe, dort auch schon der entsprechenden Experimentalergebnisse zu gedenken. Positiv ausgefallen sind eigentlich nur die Versuche von *Thumm* an Knochenfischen, welche aber den Dingen wenig auf den Grund gehen, und diejenigen von *Hertwig* und *Kuschakewitsch* an Fröschen, also beide an niederen Wirbeltieren. Es braucht hier nur daran erinnert zu werden, daß die Befruchtung frühzeitig gereifter, sowie auch die Befruchtung überreifer Eier vorwiegend zur Bildung von Männchen führt.

Was die frühreifen Eier anbelangt, so ist wahrscheinlich ein vorzeitiger Abschluß des Eiwachstums Schuld an der Verschiebung nach der männlichen Seite hin, bei den überreifen Eiern dagegen sieht *Hertwig* in einer Vergrößerung des Kernes, gewissermaßen einem Anlauf zu jungfräulicher Entwicklung, die Ursache hierfür, welche Ansicht mit den zellularphysiologischen Vorstellungen *Hertwig*s in Zusammenhang steht, die von uns nach Abschluß der Referate über die hauptsächlichen bis jetzt vorliegenden Versuche noch besprochen werden sollen. Jedenfalls fällt die Tendenz zu männlichen Nachkommen bei den Fröschen jedesmal hart an die Grenze der Entwicklungsmöglichkeit überhaupt. Dies stimmt mit der gleichfalls bereits erwähnten Erfahrung, daß bei Totgeburten 135 Knaben, bei Frühgeburten sogar 159—174 Knaben auf 100 Mädchen entfallen, während das gewöhnliche Sexualverhältnis des Menschen nur 105 oder 106 : 100 beträgt.

Morgan (1908a, 1911c) hat, da die Befruchtung der zu verschiedenen Zeiten demselben Weibchen entnommenen Eier seitens verschiedener Männchen erfolgte, aus *Hertwig*s Resultaten den abweichenden Schluß gezogen, es sei das Männchen, welches zweierlei Spermatozoen produziere und damit das Geschlecht bestimme. Gerade bei den Amphibien fehlt indes jeder zytologische Nachweis, daß die Spermatozoen unter sich nicht gleich sind, während z. B. bei vielen Insekten (wie wir noch hören werden) am verschiedenen Chromatingehalt, bei Säugern inklusive des Menschen nach *Omelczenko* u. a. durch verschiedene Färbbarkeit — die einen violett, die anderen rot — in der Tat leicht zwei, wahrscheinlich den beiden Geschlechtstendenzen entsprechende Spermienarten unterschieden werden können. *King* (1909) hat die Versuche *Hertwig*s an Bufo lentiginosus nachgemacht und keinen Einfluß der Reife erhalten; da aber das Zeitintervall der Befruchtungen nur 4 Stunden in dem einen, 7 Stunden im anderen Fall betrug, kann von einer Widerlegung keine Rede sein. Auch nicht durch *King*s Erfahrung, daß in warmem Frühjahr zeitig laichende Weibchen ungefähr dasselbe Geschlechtsverhältnis produzieren wie spät laichende, denn man darf nicht voraussetzen, daß erstere relativ unreife, letztere überreife Eier beherbergt hätten. Offenbar kommen doch die Weibchen zur natürlichen Laichablage, sobald ihre Eier großenteils den gehörigen Reifegrad erlangt haben; daß der Reifezustand in einem warmen Jahre beschleunigt wird, unterliegt keinem Zweifel.

R. Hertwig (1907) und *King* (1909) unternahmen auch Versuche, die den Einfluß der Temperatur auf die Geschlechtsverteilung von Rana bzw. Bufo feststellen sollten. *Hertwig*s Versuche gestatten die Vermutung, daß, wie zumeist auch bei den Wirbellosen (wo keine besonderen Verhältnisse obwalten), höhere Temperatur das Vorwalten der Weibchen, niedere der Männchen begünstige. *King* gelangte zuerst nicht zu diesem Resultat; wohl aber, als sie bereits die Zuchttiere vor der Eiablage in warmem bzw. kaltem Wasser hielt, was nur abermals die frühzeitige Determination schon im unentwickelten Keim anzeigt. In Anbetracht dessen ist es ge-

radezu selbstverständlich, daß *King*s frühere Experimente mit verschiedenen Mengen und Qualitäten des den Kaulquappen gereichten Futters (1907) sowie ihre späteren mit Aushungerung der Krötenlarven (1909) negativ ausfallen mußten, da dieser Faktor auf die Keimzellen im kritischen Stadium nur anwendbar ist, wenn man ihm mindestens schon die Elterntiere unterwirft.

Russo glaubt in einer allerdings bis jetzt ungenügenden Anzahl von Versuchen das Geschlechtsverhältnis bei Kaninchen zugunsten vorwaltender Weiblichkeit (26 ♂ : 40 ♀ statt 36 ♂ : 29 ♀) dadurch verschoben zu haben, daß er Lecithin injizierte oder verfütterte. *Russo* verlegt dabei die für Geschlechtsgenese maßgeblichen Stoffe ins Zytoplasma des Eies und unterscheidet zwei Sorten von Eiern, solche, bei denen die Zona pellucida reich ist an Nährmaterial, Zona radiata stark entwickelt, im Eidotter myelinische Körnchen, und solche, denen all diese Merkmale abgehen. Die erste Kategorie entspreche den weiblichen, die zweite den männlichen Eiern. Da das in den Organismus eingeführte Lecithin von den Zellen der Eifollikel assimiliert wird, vermehrt sich die Zahl derjenigen Eier, die reich an Nährmaterial sind, also die Eier weiblicher Kategorie. Solche künstlich bereicherte Zellen sind dann auch immer reicher an phosphorhältigen Bestandteilen. *Basile* konnte die Deutung dieser Befunde *Russo*s nicht bestätigen. Daß nach subkutaner Injektion des in Vaselinöl oder Kochsalzlösung gelösten Lecithins ein erhöhter Prozentsatz von Weibchen geboren werden kann, rührt von der unter solchen Umständen meist erhöhten Mortalität der Föten männlichen Geschlechtes her.

Fütterung mit Ovariensubstanz, so zwar, daß je eine Ovarintablette einem Eierstock des Feldhasens oder Kaninchens entsprach, hatte auf das Geschlecht der jungen Kaninchen in Versuchen von *Peham* keinerlei Einfluß, trotzdem durch Generationen hindurch täglich jedem Tier eine Tablette dargereicht wurde.

Alexander brachte trächtige Mausweibchen, die unter gleichen Ernährungs- und sonstigen Existenzbedingungen standen, zum Teil unter den Einfluß des negativen Poles eines elektrischen Stromes, worauf lauter Männchen geboren wurden. Die Erwartung, daß nunmehr unter dem Einfluß des positiven Poles, wohin die zweite Partie Mausweibchen gebracht worden war, lauter Weibchen geboren werden würden, traf nicht zu, denn auch hier bestanden die Würfe aus Männchen. Da alle exakten Untersuchungen bisher gezeigt haben, daß das Geschlecht im Embryo nicht mehr bestimmt werden kann, die Beeinflussung aber hier doch mit tragenden Mausweibchen erst begann, wird man auf größere Widerstandsfähigkeit der männlichen Keimlinge gegenüber dem elektrischen Strome, welchem alle weiblichen Keime erlagen, schließen müssen. Eine Nachprüfung liegt nicht vor.

Es liegen endlich noch — wenn man von den bereits berührten, negativ beendigten Diätkuren *Schenk*s an seinen menschlichen Patienten absieht — die Zuchten *Oskar Schultze*s (1903) an weißen Mäusen vor, derer

ebenfalls schon bei den statistischen Ergebnissen gedacht wurde, soweit sie das Alter der Erzeuger und der Keimzellen, die geschlechtliche Inanspruchnahme, Inzucht und Inzestzucht betrafen. Alle diese Versuche sind völlig zuungunsten eines Einflusses der aufgezählten Faktoren ausgefallen, was für die Inzucht übrigens schon Jahre vorher durch Rattenzuchten von *Ritzema Bos* nachgewiesen worden war. Es bleibt jetzt von *Schultze*s Mauszuchten nur noch nachzutragen, daß sie sich auch auf die Ernährungsmöglichkeiten erstreckten. Ein Teil der Mäuse wurde längere Zeit vor der Paarung auf Hungerkost gesetzt, in einer anderen Partie von Zuchtpärchen mußte nur das Männchen allein hungern, während das Weibchen wohlgenährt war; noch eine Versuchsreihe arbeitete mit stickstoffreicher bzw. stickstofffreier Nahrung etc., aber durch keines dieser Mittel konnte ein Einfluß auf die Differenzierung der Geschlechter gewonnen werden, auch nicht wenn statt der elterlichen bereits die großelterlichen Tiere den betreffenden Einflüssen unterworfen wurden.

Wir sind am Ende der wichtigsten bisher vorliegenden Versuche angelangt und müssen nur noch der Kuriosität halber einer Behauptung gedenken, die im Tier- wie im Pflanzenreiche experimentell widerlegt wurde, sich aber bei den Botanikern viel länger behaupten konnte als bei den Zoologen. Immerhin vertritt noch *Dawson* (1909) diese, *Schöner* eine ähnliche Ansicht für den Menschen und andere Säugetiere. Für das Tierreich lautete die Behauptung dahin, daß die Eier verschiedenen Geschlechtes auf die beiderseitigen Eierstöcke und Hoden lokalisiert seien: der eine Eierstock bzw. Testikel bringe nur Männchen, der andere nur Weibchen hervor. *Schöner*s „Zahlengesetz" modifiziert dies dahin, daß zwar aus jedem Ovar beide Geschlechter stammen, im rechten aber stets ein Mädchen auf zwei Knaben, im linken ein Knabe auf zwei Mädchen folgen. *Gönner* kastrierte weibliche Kaninchen, *Doncaster* und *Marshall* weibliche Ratten, *Copeman* männliche Ratten auf der einen Seite, aber diese Ratten und Kaninchen warfen bzw. zeugten trotz des einen ihnen verbliebenen Ovariums oder Hodens Junge beiderlei Geschlechtes. *H. D. King* (1909) trennte bei der Kröte Bufo lentiginosus die Eier aus linkem und rechtem Ovidukt, erhielt aber in beiden Partien annähernd dasselbe Geschlechtsverhältnis. Die Vögel haben überhaupt nur einen Eierstock. Auch für die diözischen Blütenpflanzen wurde oft die Lokalisierung der getrennt geschlechtigen Keime wenigstens vermutet, und sehr zahlreiche Versuche sind von solchen Voraussetzungen ausgegangen. *Noll* verwies dabei auf die Tatsache, daß bei manchen einhäusigen Blütenpflanzen, welche Frucht- und Staubblüten auf demselben Exemplare vereint tragen, die beiderlei Blüten an den Sprossen an bestimmte Stellen gebunden seien. So glaubte *Noll*, daß auch bei Teilfrüchten, wo einsamige Nüßchen paarweise beisammen stehen, wie z. B. bei der bekannten Flügelfrucht des Ahorns, vielleicht die eine Frucht einen männlichen, die andere einen weiblichen Nachkommen liefern müsse. Das getrennt geschlechtliche Bingelkraut (Mercurialis annua) entwickelt derartige paarweise vereinigte, ein-

samige Früchtchen, und dementsprechend wachsen auch gewöhnlich je zwei Pflanzen der genannten Art dicht beieinander. Diese wurden von *Noll* und seinen Assistenten in der Tat zuerst stets als ein echtes Pärchen befunden. Spätere Funde belehrten ihn freilich, daß auch Paarlinge gleichartigen Geschlechtes vorhanden waren, und ebenso lieferten Aussaatversuche dasselbe Ergebnis, daß nämlich nur der Zufall darüber entscheidet, ob ein Paarling auch wirklich aus Männchen und Weibchen besteht.

Noll vermutete weiter, daß in Samenkapseln der Lichtnelken (Melandrium album und rubrum), wo die Samen in verschiedenen Höhenlagen inserieren, vielleicht eine Schichte nur weibliche, eine zweite Schichte nur männliche Pflanzen liefern würde. Dasselbe gilt vom Hanf und von Spinacia oleracea und glabra. Um eine naheliegende Fehlerquelle zu vermeiden, trug *Noll* Sorge, daß sämtliche Samenanlagen einer Kapsel auch wirklich befruchtet wurden, was im Freien durchaus nicht der Fall ist; so wurde eine etwaige Auslese der männlichen oder der weiblichen Samen vermieden, was bezüglich der gleichen Fehlerquelle bei den Versuchen des Tierreiches durchaus nicht in so genauer Weise geschah. Das Endresultat von *Nolls* mühevollen Versuchen war es, daß der morphologische Entstehungsort der Samen nicht die geringste Beziehung zum Geschlechte der daraus keimenden Pflanzen besitzt.

Im Anschlusse an die Versuche von *Noll* hat schließlich *Strasburger* in ähnlicher Weise das diözische Lebermoos Sphaerocarpus californicus untersucht. Bei Sphaerocarpus entstehen immer je vier keimfertige Sporen, die in einer sogenannten Tetrade gruppenweise beisammen bleiben, aus einer einzigen Sporenmutterzelle. *Strasburger* fragte sich nun, ob die Trennung der Geschlechter sich bei Teilung der Sporenmutterzelle vollziehe. War dies der Fall, so mußten je zwei Pflänzchen, die aus einer Tetrade hervorgegangen waren, weiblich, die anderen männlich sein. Von 81 im Freien wachsenden Gruppen, die geprüft wurden, entsprachen 64 der geforderten Regel, in 13 Fällen blieb das Ergebnis unentschieden, 4 Fälle wollten sich nicht fügen. *Strasburger* meint hiernach, daß seine Prüfung die Voraussetzung bestätigt hat.

Lassen wir jetzt die Ergebnisse der willkürlichen Geschlechtsdeterminierung Revue passieren, so gelangen wir zu folgenden Hauptpunkten: Erstens findet sich der für die Geschlechtsvererbung gewonnene Satz bestätigt: daß den reifen Keimzellen schon vor ihrem Zusammentreten die Tendenz zur Entfaltung eines bestimmten Geschlechtes innewohnt. Den Eiern ist dies manchmal schon von vornherein wegen ihrer verschiedenen Größe anzusehen, wobei größere Eier stets diejenigen sind, welche Weibchen liefern. In anderen Fällen, wo ein deutlicher Größenunterschied für uns nicht sichtbar ist, läßt sich die progame Geschlechtstendenz durch parthenogenetische Entwicklung der Eier erweisen, indem sie dann ausschließlich Nachkommen eines einzigen Geschlechtes liefern, wie die unbefruchteten Eier der Immen, welche nach *Dzierzon* (1842[1]), *v. Siebold* (1856[1])

[1]) Zitiert nach *v. Lenhossék.*

und *Leuckart* (1858[1]) durchwegs Drohnen, die unbestäubten Samen von Mercurialis, Melandryum und Cannabis, welche nach *Krüger* fast durchwegs weibliche, ebensolche Samen von der Zaunrübe (Bryonia), welche nach *Bitter* entweder ebenfalls nur weibliche oder ein andermal, bei anderen Pflanzenexemplaren, nur männliche Nachkommen lieferten. Doch sind männliche und weibliche Eier in den Keimstätten der Tiere und Pflanzen nicht an bestimmte, örtlich abgegrenzte Lagen gebunden.

Die progame Geschlechtstendenz kann zweitens nur vor Entwicklung der Keimzellen zum Embryo noch umgestimmt werden. Mit der Tatsache, daß die Eier größer oder, was dasselbe heißt, reicher an Protoplasma sein müssen, um Weibchen zu liefern, steht es in ausgezeichnetem Einklang, daß reichliche Ernährung überall ein Vorwalten der weiblichen, karge Ernährung ein solches der männlichen Nachkommenschaft begünstigt. Nur die Wirbeltiere und höheren Pflanzen, deren Keimstätten offenbar durch den aufs äußerste komplizierten Assimilationsmechanismus schwerer zugänglich sind, haben der Erlangung diesbezüglicher, sicherer Resultate bisher meist Widerstand geleistet. Unter wirbellosen Tieren und niederen Pflanzen bewiesen eine ähnliche Hartnäckigkeit von all den Arten, welche bis jetzt zu den Experimenten herangezogen wurden, eigentlich nur die Nematoden Rhabditis und das Lebermoos Marchantia. Andere äußere Faktoren, wie Licht, Dichte des Mediums (Salzgehalt), Feuchtigkeit, Temperatur, chemische und mechanische Agentien besitzen nur eine Vermittlerrolle; deshalb können z. B. sowohl Wärme- als auch Kältekulturen Männchen liefern, wenn sie die Nahrungsaufnahme herabsetzen. In der Wärme kann dies die Folge gesteigerten Stoffwechsels und dementsprechend gesteigerten, aber nicht hinlänglich befriedigten Futterbedürfnisses sein; so war es beim Rädertier Hydatina, beim Wurm Dinophilus. In der Kälte kann gesteigerte Männchenproduktion die Folge der trägeren Nahrungsaufnahme wechselwarmer (poikilothermer) Tiere sein; so verhielt es sich beim Infusor Carchesium, dem Polypen Hydra, der Daphnide Simocephalus. Es ist bezeichnend, daß wir in den statistischen Ergebnissen nie etwas vom Einfluß des Klimas hören; dies kommt sicher daher, daß alle statistischen Erhebungen an gleichwarmblütigen (homoiothermen) Tieren angestellt sind.

Die Erkenntnis, daß immer das größere Ei ein Weibchen liefert, dasjenige Ei, welches besser ernährt wurde und dementsprechend einen umfangreicheren Plasmaleib ansetzen durfte — diese Erkenntnis führt uns über zu den zellularphysiologischen Hypothesen über Geschlechtsbestimmung. Am erfolgreichsten behauptete sich bis jetzt die *R. Hertwig*sche Hypothese von der Kern-Plasma-Relation. Unter Kernplasmarelation versteht *Hertwig* (1908 und früher) den Quotienten k/p der Kernmasse k durch die Zelleibmasse p einer jeden Zelle. Die Größe dieses Quotienten ist in gesetzmäßiger Weise von dem jeweiligen Funktionszustande der Zelle ab-

[1]) Zitiert nach *v. Lenhossék.*

hängig; sie ändert sich namentlich durch die Assimilationstätigkeit und durch die Zellteilung. Die Assimilationstätigkeit führt zu einer verhältnismäßig starken Vergrößerung des Plasmas gegenüber der Vergrößerung des Kernes, welch letzterer mit dem Wachstum des Plasmas nicht Schritt zu halten vermag. Es kommt dadurch zur „Kern-Plasma-Spannung“, welche ihrerseits die Zellteilung auslöst, wobei durch das Teilungswachstum des Kerns die normale Kernplasmarelation wiederhergestellt wird.

Während wir somit bei den einzelligen Organismen und bei den somatischen Zellen der zusammengesetzten Organismen die Kernplasmarelation zwar in fortwährender undulierender Schwankung, aber auch in beständiger Regulation begriffen sehen, falls keine abnormen und krankhaften Depressionszustände eintreten sollen, ist demgegenüber die Kernplasmarelation der Geschlechtszellen in eigentümlicher Weise unreguliert: das Ei ist enorm reich an Zellmasse, das Spermatozoon ist daran so arm, daß sein Kern den Hauptteil seines Volumens ausmacht. Eine Verschiebung der Kernplasmarelation zugunsten der Kernmasse bewirke demnach eine solche des Geschlechtsverhältnisses zugunsten der Männchen, Verschiebung der Kernplasmarelation zugunsten der Plasmamenge bewirke eine solche des Geschlechtsverhältnisses zugunsten der Weibchen. Diese Grundidee der *Hertwig*schen Hypothese hatte ihren Ursprung in Versuchen von *Hertwig*, durch Einflüsse ununterbrochener Funktion sowie des Hungers und Temperaturwechsels die Kernplasmarelation der Protozoen zu verändern.

Überreiche Fütterung von Protozoen bewirkt freilich infolge starker Assimilation zuallernächst ein Anwachsen des Zelleibes; aber dieses wird nun von so häufigen Teilungen dieses Zelleibes gefolgt, daß das funktionelle Wachstum der Zelle vom Teilungswachstum ihres Kernes allmählich überboten wird. Das übermäßige Kernwachstum führt einen Zustand der Depression herbei: die Assimilation wird schwächer, die Teilungen werden seltener, die Größe, welche die Tiere erreichen, ehe sie sich teilen, nimmt infolgedessen zu. Endlich aber hören die Assimilations- und Teilungsvorgänge ganz auf, und nun hat der Depressionszustand einen Grad erreicht, welchen nur wenige Tiere überstehen. Die Depression könnte zwar behoben werden, wenn jetzt eine Kopulation oder Konjugation einträte; dies geschieht aber nicht, da die überstarke Ernährung hier wie auch sonst vielfach bei den Organismen zur Geschlechtsverrichtung untauglich macht. Daher zieht der Depressionszustand in solchen Kulturen große Sterblichkeit nach sich, aus der nur wenige Tiere heil hervorgehen, solche nämlich, die durch eine ihnen eigentümliche Fähigkeit der Selbstregulation ihre Kernmasse wieder etwas zu verkleinern vermochten. Diese Auserwählten absolvieren nun nochmals die Periode starker assimilierender Funktion, häufige Teilungen und den wiederkehrenden Depressionszustand. Je mehr Depressionsperioden eine Protozoenkultur durchgemacht hat, desto geringer ist die Anzahl der sie überstehenden Exemplare, desto größer die Gefahr gänzlichen Aussterbens, weil ja

die Selbstregulierung der Kernmasse ohne Kopulation doch nie wieder zur Rückgewinnung der völligen Norm gedeihen kann; etwas größer bleibt der Kern immer, bei jeder folgenden Depressionsperiode ist er daher größer als bei der vorausgegangenen, ist die Kernplasmarelation stärker zuungunsten des Plasmas ins Pathologische verschoben. Die gemästete Protozoenkultur unterscheidet sich also dadurch von einer normalen, daß die Kopulationen ausbleiben und fortgesetzte agametische oder, wie *Hertwig* es nennt, autogene Fortpflanzung stattfindet. Solche fortgesetzte Fortpflanzung aus sich selbst heraus führt zu einer Änderung der Kernplasmarelation im Sinne einer unverhältnismäßigen Vergrößerung der Kernsubstanz.

Die gleichsinnige Verschiebung der Kernplasmarelation kann aber natürlich auch dadurch erfolgen, daß weniger der Kern an Größe zunimmt, als der Zelleib an Umfang abnimmt. Dies ist in Hungerkulturen der Fall, wo allerdings neben Verkleinerung des Zelleibes auch noch Vergrößerung des Kernes einhergeht, weil der hungernde Kern Stoffe aus dem Zytoplasma aufnimmt.

Temperatursteigerung bedingt Verringerung der Kernmasse, Sinken der Teilungsgröße und somit eine Verkleinerung des Quotienten k/p; Temperaturerniedrigung bedingt Vermehrung der Kernmasse, Steigerung der Teilungsgröße und sonach Vergrößerung des Quotienten k/p. Man kann sich dieses Verhalten am besten so merken, daß man mit zunehmender Wärme eine Abnahme der Kohäsionskraft des gesamten Protoplasmas sich vorstellt, eine Annäherung an den tropfbar flüssigen Aggregatzustand, so daß nicht nur ein Teil der festeren Kernsubstanz verflüssigt, gleichsam eingeschmolzen wird, sondern auch die Substanzzertrennung bei der Zellteilung infolge der verringerten Kohäsion leichter erfolgen muß. Mit abnehmender Wärme wäre natürlich der entgegengesetzte Prozeß, Rückannäherung an den festen Aggregatzustand, gleichsam ein Gefrieren, als ursächlich vorstellbar. Daraus ist erklärlich, daß Depressionszustände der Protozoen gerade beim Eintritte der kalten Jahreszeit beginnen und mit Ausnahme weniger, zur Selbstregulation begabter, sich enzystierender Exemplare ein Absterben der Protozoenbevölkerung nach sich ziehen.

Wie lassen sich nun die Versuche, über die wir früher berichtet haben, mit den zytologischen Vorstellungen und Erfahrungen *Hertwig*s in Einklang bringen? Ein großer Teil der Versuche, namentlich all jene, welche bei guter Ernährung Weibchen, bei schlechter Männchen erzielen, bedürfen diesbezüglich keines weiteren Kommentares und sprechen von selbst zugunsten der *Hertwig*schen Hypothese. Die Mastkulturen der Protozoen dürfen allerdings nicht mit guten Ernährungszuständen verwechselt werden: infolge der durch die Mästung ermüdeten, weil ununterbrochenen, ruhelosen Assimilationsfunktion kommt es ja gerade zu schlechten Ernährungszuständen, die fast denen gleichen, als ob man die Kultur hätte hungern lassen. Einige Arbeiten aber, die teils von *Hertwig*, teils von seinen Schülern stammen, hat er selbst in lehrreicher Weise kommentiert, und dieser Darstellung möchte ich im nachstehenden folgen. Wir erinnern uns der

Daphnidenzuchten von *Issakówitsch,* wobei Wärmekulturen viele aufeinander folgende Generationen jungfräulicher Weibchen ergaben und an Erschöpfung zugrunde gingen, Kältekulturen dagegen Männchen und befruchtungsbedürftige Weibchen mit Produktion von Dauereiern lieferten. *Issakówitsch* selbst hatte die Temperaturwirkung bereits als eine mittelbare bezeichnet und ihren Einfluß auf die Ernährung als eigentlich geschlechtsbestimmend angesehen. *Hertwig* geht noch weiter und vergleicht die fortdauernde Parthenogenese, welche wir stets im Sommer an den Daphniden beobachten können, mit der fortgesetzten autogenen Teilung der Protozoen, welche eine Zunahme der Kernmasse und damit eine Verschiebung nach der männlichen Seite hin bewirken. Deshalb treten unter natürlichen Verhältnissen nach einer Reihe parthenogenetischer Generationen stets Männchen auf. Wird aber Wärme angewendet, welche nach *Hertwig*s vorhin zitierten Versuchen die Kernmasse verringert, so haben wir einen der durch Parthenogenese bewirkten Kernvergrößerung entgegenarbeitenden Faktor zur Verfügung, und nun entstehen trotz der autogenen Fortpflanzung keine Männchen.

Wenn nun umgekehrt in *Malsen*s Dinophilus-Zuchten gerade in der Kälte weibliche Eier entstehen, so erklärt dies *Hertwig* wiederum nicht, wie *Malsen* selbst, einfach durch die in der Kälte verringerten, daher leicht in vollem Maße erfüllbaren Stoffwechselansprüche; sondern die Kälte vergrößert, wie wir an Protozoen gesehen haben, Kern und Teilungsgröße und führt daher allgemach den Depressionszustand herbei. Da aber jetzt kein Faktor da ist, welcher, wie bei übermäßiger Assimilationstätigkeit, die Kopulationen verhindert, so treten im Vergleich zur Wärme zahlreichere Eibildungszellen zum Ei zusammen, welches dann viel Plasma erhält und ein weibliches Ei werden muß.

*Hertwig*s eigene Versuche an Fröschen machen es viel leichter, den Einfluß der Kernplasmarelation zu erkennen. Unreife oder vielmehr zu früh gereifte Eier liefern Männchen einfach deshalb, weil ihr Zelleib noch nicht zur gehörigen Größe heranwachsen konnte, in seinem Wachstum vorzeitig gehemmt wird. So ist im Verhältnis zum schmächtigen Zelleib allzu viel Kern vorhanden. Überreife Eier liefern Männchen aus dem Grunde, weil der Kern noch weiterwächst, wenn das Zytoplasma schon zu wachsen aufgehört hat; der Zelleib besitzt demnach zwar seine normale Plasmamenge, aber der Kern eine übernormale. Darin, daß sich der Kern in meßbarer Weise vergrößert, wenn die reifen Eier lange auf ein Spermatozoon warten, ist ein Anfang zur Parthenogenese zu erblicken. Einer solchen jungfräulichen Entwicklungserregung scheinen alle Eier fähig zu sein, ihr Eintreten bedeutet für die Zukunft des betreffenden Lebewesens nach *Hertwig* zweierlei: erstens die Herausbildung des männlichen Geschlechtes, zweitens die Entfaltung sonst vorwiegend mütterlicher Merkmale. Es erkläre sich daraus die häufig beobachtete, sogenannte gekreuzte Vererbung, die Erscheinung nämlich, daß Söhne mehr der Mutter, Töchter mehr dem Vater ähnlich sind. Am schönsten sprechen für die Richtigkeit dieses von *Hertwig* vermuteten Zusammenhanges die Bastardierungsexperimente

von *Herbst* (1906—1908) an zwei Seeigelarten. Bei diesen Stachelhäutern kann man mikroskopisch verfolgen, daß ein übermäßiges Anwachsen des Eikernes vor Eindringen des Spermatozoons einerseits mit dem Anstoß zur jungfräulichen Entwicklung gleichbedeutend ist, andrerseits den Pluteus-Larven, auch wenn schließlich die verspätete Kernkopulation stattfindet, rein mütterliche Charaktere verleiht. Um die Beweiskette zu schließen, müßte man allerdings die betreffenden Pluteus-Larven, welche ausschließlich die Kennzeichen der mütterlichen Art geerbt haben, zu fertigen Seeigeln aufziehen und sehen, ob Männchen daraus werden; das ist beim Seeigel, in diesen Versuchen wenigstens, noch nicht gelungen. *Hertwig* zieht aber den Schluß, daß Parthenogenese die Produktion männlicher Nachkommen fördert, die Befruchtung dem entgegenwirkt und die weiblichen Tendenzen stärkt, und beruft sich auf das bekannte Beispiel der Honigbiene, wo unbefruchtete Eier Drohnen, befruchtete stets weibliche Individuen ergeben. Auch *Bitters* Aussaatversuche mit parthenogenetischen Zaunrüben (Bryonia dioica) fügen sich jener Annahme, während viele andere Fälle allerdings zeigen, daß aus jungfräulichen Eiern Weibchen hervorgehen. Das nächstliegende Beispiel, in *Hertwigs* eigenem Laboratorium vielfach untersucht, sind ja die Daphnien; aber hier und in allen derartigen Fällen könnte man sich damit helfen, daß die zur Erzeugung von Männchen erforderliche Kernvergrößerung erst im Laufe vieler Generationen eine hinlänglich akkumulierte wird; tatsächlich beginnen ja auch bei allen Organismen, bei welchen parthenogenetische mit zweigeschlechtlichen Generationen abwechseln, nach einer mehr weniger bestimmten Generationenzahl aus parthenogenetischen Eiern auch Männchen hervorzugehen.

Hertwig macht sich endlich auch die Ergebnisse der Statistik zunutze: die Erfahrung der Züchter, daß sexuell minderwertige, überangestrengte oder sonstwie geschwächte Männchen in ihrer Nachkommenschaft das eigene Geschlecht vorwalten lassen, stimmt mit seinen Voraussetzungen überein; nimmt der Spermakern an vitaler Energie ab, so nähert sich die Zeugung einer Parthenogenese, wonach die Begünstigung männlicher Nachkommen zu erwarten ist. Auch daß bei Inzucht besonders viele Männchen entstehen sollen, sei durch die Kernplasmarelation erklärlich: durch die Kopulation werden die schädlichen Folgen der Kernhypertrophie ferngehalten, wie man am besten bei Protozoen sieht, die durch lange fortgeführte autogene Fortpflanzung in Depression geraten und durch Kopulation oder Konjugation daraus erlöst werden. Die Regelung ist aber eine um so vollkommenere, je verschiedener die Kerne organisiert sind, d. h. wenn den besonders großen Kernen in Depression befindlicher, daher kopulationsbedürftiger Zellen ein besonders kleiner Kern der anderen kopulationsfähigen Zelle gegenübertritt. Bei den Kopulationszellen von Verwandten kann diese Differenz nie so groß sein, wie bei denen von Nichtverwandten. Die Kernhypertrophie, welche einerseits Männchen gibt, andrerseits im Übermaße krankhafte Zustände auslöst, wird daher bei Vermischung von Blutsverwandten nicht gründlich genug aufgehoben: die

Folge davon sind nicht nur die bekannten schädlichen Konsequenzen der Inzucht, sondern auch das Dominieren der männlichen Nachkommen.

Während *Hertwigs* Kernplasmarelation die Geschlechtsbestimmung vom Kern und Zelleib gleichzeitig abhängen läßt, verlegt *Boveri* (1908/9) die geschlechtsdeterminierenden Ursachen ausschließlich in den Kern, und zwar in die Kernschleifen oder Chromosomen, also jene Kernbestandteile, die, im ruhenden Kern unsichtbar, bei dem in mitotische Teilung übergehenden Kern durch bestimmte, gleichsam individualisierte Anordnung aus dem färbbaren Chromatin hervorgehen. Untereinander sind die Chromosomen nicht gleichwertig, sondern haben verschiedene Funktionen zu erfüllen; diese Annahme *Boveris* wird namentlich dann nahegelegt, wenn die Chromosomen morphologisch sichtbare Unterschiede aufweisen. Oft kommen z. B. besonders große und besonders kleine Chromosomen nebeneinander vor; enthält der Eikern derartige ungleiche, sogenannte Heterochromosomen, so findet sich ein entsprechendes Paar sicher auch im Spermakern; jedem Element des Eikernes scheint in der Regel ein ganz bestimmtes Element des Spermakernes zugeordnet zu sein. Nun haben aber die letzten Jahre, namentlich durch Arbeiten von *Boveri* und seiner Schüler, sowie durch amerikanische Forscher zahlreiche Fälle zutage gefördert, wo die Vorkerne, welche die Kernkopulation eingehen sollen, einander in Zahl und Beschaffenheit der Chromosomen nicht restlos entsprechen. Die letzte spermatogoniale Zellteilung der Feuerwanze (Pyrrhocoris apterus) produziert nach *Henking* zwei Arten von Spermatozoen, von denen die eine um ein bestimmtes Element mehr enthält als die andere. *Wilson* (sämtl. im Lit.-Verz. angeführte Arbeiten) fand auch bei der Langwanze (Lygaeus turcicus) zwei Arten von Spermatozoen: zwar besitzen beide die gleiche Zahl von Chromosomen, nämlich sieben, aber bei der einen sind alle von normaler Größe, bei der anderen ist ein Chromosoma unverhältnismäßig klein. Beim Eindringen dieser Spermatozoen in die Eier müssen also auch zweierlei Sorten von befruchteten Keimzellen entstehen: die einen mit dem gleichen, die anderen mit dem ungleichen Chromosomenpaar. Untersucht man nun die Kerne der Keimzellen bei den erwachsenen Männchen und Weibchen, so findet man bei den ersteren das ungleiche, bei den letzteren das gleiche Chromosomenpaar. *Mac Clung* hat zuerst daraus den Schluß gezogen, daß die Entscheidung über das Geschlecht hier beim Männchen liegen müsse: wird das Ei durch ein Spermatozoon mit kleinem Chromosom befruchtet, so entsteht ein Männchen; wird es durch ein Spermatozoon mit großem Chromosom befruchtet, so entsteht ein Weibchen. Bei der Feuerwanze, wo die eine Art von Spermatozoen um ein Chromosoma mehr enthält, gehen aus diesen die Weibchen hervor, aus den Spermatozoen, die um ein Chromosom weniger haben, die Männchen. Die beiden Fälle lassen sich sehr leicht auseinander ableiten, indem das bei Lygaeus noch vorhandene kleine Chromosom bei Pyrrhocoris gänzlich geschwunden ist.

Auch Rhabditis nigrovenosa, ein Fadenwurm, bei welchem eine freilebende, getrenntgeschlechtliche Generation mit einer in der Lunge des Frosches schmarotzenden, scheinbar weiblichen, in Wirklichkeit hermaphroditischen Generation abwechselt, besitzt nach *Boveri* (1911, siehe auch das Referat von *Castle* 1911) zwei Sorten von Spermien, solche mit 6 und solche mit 5 Chromosomen. Das befruchtete Ei besitzt demnach entweder 12 oder 11 Chromosomen, aus diesen gehen die Männchen, aus jenen die Weibchen der freilebenden Generation hervor. Damit dann die nächstfolgende Generation aus lauter hermaphroditischen Weibchen zustandekomme, nimmt *Boveri* etwas Analoges wie die von *Morgan* (1908 b) und *Baehr* beobachtete Degeneration der Spermien mit geringerem Chromosomenvorrat an: diese Spermien entwickeln sich zwar bei Rhabditis, aber sie dürften zur Ausübung der Befruchtung nicht befähigt sein. Neuestens fand *Stevens* (1911 *a*) Heterochromosomen in einem Teil der Spermien von Anopheles, während die verwandten Mückengattungen Culex und Theobaldia einen solchen Dimorphismus unter den Spermien nicht entdecken ließen. Ein deutlich ungleiches Paar von Heterochromosomen sah *Stevens* (1911 *b*) hingegen in den Spermatocyten 1. Ordnung des Meerschweinchens.

Die Feststellung, wonach die endgültige Bestimmung des Geschlechtes den männlichen Geschlechtszellen überlassen bleibt, hat sicherlich einen weiten Geltungsbereich; wir wissen schon, daß *Correns* auf Grund seiner Kreuzungsversuche an einhäusigen und zweihäusigen Pflanzen zu dem Schlusse gelangte, daß die Eizellen alle dieselbe Geschlechtstendenz aufweisen, hingegen etwa in gleicher Zahl Pollenkörner von weiblicher und von männlicher Tendenz existieren müssen, welch letztere über die der Eizellen dominant ist. Und beim Ginkgo fand *Ishikawa*, daß die Pollenmutterzelle 11 kleine und 1 großes Chromosom besitzt statt der 12 gleich großen in der Eimutterzelle. Aber um ein allgemeines Gesetz handelt es sich doch nicht: in der nämlichen Insektenordnung, der die zitierten Untersuchungen von *Henking* und *Wilson* ihr Material entnahmen, kommen bereits Abweichungen vor, die sich freilich von den anderen Fällen phyletisch ableiten lassen. Die Pflanzenläuse vermehren sich bekanntlich mehrere Generationen hindurch nur durch parthenogenetische Weibchen, bis schließlich eine Generation kommt, die aus Männchen und befruchtungsbedürftigen Weibchen besteht. Die befruchteten Eier liefern nun ausschließlich Weibchen. Demnach könnten also keine männchen- und weibchenbestimmenden Spermatozoen vorhanden sein? Untersuchungen von *T. H. Morgan* (1908 b, 1909 a, d) und *W. B. Baehr* an der Reblaus (Phylloxera) geben Antwort auf diese Frage. Es gibt doch auch hier zweierlei Spermatozoen, solche, die ein überzähliges kleines Chromosoma enthalten, und solche, denen es fehlt. Die letzteren aber, welche wie bei der Feuerwanze Männchen liefern sollten, degenerieren, und es bleibt nur weibchenbestimmendes Sperma übrig.

Bei den Seeigeln ist aber nach *Baltzer* wirklich nur einerlei Sorte von Spermatozoen vorhanden; dafür gibt es zweierlei Sorten von

Eiern: solche, deren Chromatinbestand dem der Spermatozoen gleich ist, und solche, in denen noch um ein Chromosom mehr vorhanden ist, welches kurze, hakenförmig gekrümmte Gestalt besitzt. Ein beliebiger Spermakern nun, vereinigt mit einem das Hakenchromosom enthaltenden Eikern, ergibt ausnahmslos ein Weibchen; ein beliebiger Spermakern, verschmolzen mit einem Eikern ohne Hakenchromosom, ergibt stets ein Männchen. Beim Seeigel entscheidet somit nicht das Spermatozoon, sondern das Ei über das Geschlecht des Nachkommen.

Eine wichtige Gemeinsamkeit ist zwischen dem Seeigelfall und demjenigen bei Insekten dennoch vorhanden: in sämtlichen Fällen wird derjenige befruchtete Keim zu einem Weibchen, welcher in seinem Kopulationskern ein Plus an Chromatin enthält. Und umgekehrt: sei es, daß ein Chromosom fehlt oder nur in Gestalt eines Rudimentes vertreten ist, sei es, daß dieser Defekt dem Sperma- oder dem Eikern anhaftet, immer wird dieses Minus an Chromatinmenge entscheidend für die Herausbildung eines Männchens. Ursprünglich wird wohl der Chromatinvorrat des Eikernes demjenigen des Spermakernes überall gleich gewesen sein: von zwei homologen Chromosomen scheint sich nun bei den Insekten das eine, im Samen vorhandene und daher stets an das männliche Geschlecht geknüpfte rückgebildet zu haben, eventuell bis zu gänzlichem Schwund; wogegen bei den Seeigeln das eine, im Ei vorhandene und daher stets an das weibliche Geschlecht gebundene sich stärker entwickelt hat. *Wilson* hat nach all diesen Ergebnissen die Hypothese aufgestellt, daß die Heterochromosomen, das sind jene, die sich von den übrigen durch abweichende Gestalt und Größe unterscheiden, direkte Geschlechtschromosomen seien, daß also den einen weibliche, den anderen männliche Tendenz innewohne. Dies ist die ältere Ansicht *Wilsons* (1905—1909). Noch tiefer und bedeutsamer ist seine neue Ansicht (1910, 1911), wonach den Heterochromosomen eine verschiedene Aktivität zukomme, in dem Sinne, daß das größere Chromosom der Zelle eine energischere Assimilationsfähigkeit verleiht als das kleinere.

Diese Vorstellung verknüpft die so verschiedenartigen Resultate und Hypothesen über Geschlechtsbestimmung zur einheitlichen Grundlage. Mochten die Experimente, das Geschlecht von Tieren und Pflanzen zu beeinflussen, von noch so verschiedenen Seiten angepackt werden und noch so abweichend in ihren Ergebnissen sein, in einer Beziehung sind sich doch alle Versuchsausgänge einig: bessere Ernährung führt zur Entstehung des weiblichen Geschlechtes. Wenn wir nun sehen, daß ein größeres oder überzähliges Chromosom günstigere Assimilationsbedingungen vorbereitet, stärkere Assimilation dem Ei einen ansehnlichen Cytoplasmavorrat verleiht und das befruchtete Ei mit dem größeren Zelleib stets zum Weibchen wird, so liegt uns eine ununterbrochene Kette von Erkenntnissen vor, deren vorangehendes Glied immer die Ursache des folgenden bildet. Wir haben Eier kennen gelernt, wie diejenigen von Hydatina, Dinophilus und Phylloxera, welche schon von vornherein durch ihre verschiedene

Größe verraten, ob sie weibliche oder männliche Tendenz haben; in der überwiegenden Mehrheit anderer Fälle, wo ein solcher Größenunterschied reifer Eizellen nicht beobachtet wird, können wir trotzdem jetzt gewissermaßen von potentiell größeren und kleineren Eiern sprechen, je nachdem, ob sie im Kern mehr oder weniger Chromatin enthalten; denn nach *Gerassimow* und *Boveri* reguliert sich die Plasmamenge einer Zelle nach dem Chromatingehalt ihres Kernes. Kernplasmarelation von *Hertwig*, Assimilationschromosom von *Wilson* und *Boveri*, die Tatsachen der Geschlechtsvererbung und die zahlreichen Experimente, das Geschlecht durch äußere Faktoren, welche in letzter Linie auf Ernährungsverschiedenheiten hinauslaufen, zu beeinflussen — all diese Erklärungsversuche sind hiermit zu einem gemeinsamen Gesichtspunkte vereinigt. *Montgomery* (1910a) verdanken wir eine historische und kritische Zusammenfassung der Lehre von den „Geschlechtschromosomen", worin er im wesentlichen zu ähnlichen Anschauungen gelangt.

Boveri selbst bezeichnet zwar seine Ansicht von der *Hertwig*schen als fundamental verschieden. Und dem scheint wirklich so zu sein, solange wir nur den Unterschied ins Auge fassen, daß *Boveri* die Geschlechtsbestimmung ausschließlich von einem Kernbestandteil, *Hertwig* von der gesamten Zelle abhängen läßt; daß trotzdem eine zugunsten des Zelleibes verschobene Kernplasmarelation und eine größere Chromatinmenge des Kernes nichts prinzipiell Verschiedenes bedeuten, ist nach dem bis jetzt vorliegenden Tatsachenmaterial zu erwarten, wenn nämlich durch weitere Experimente die *Wilson*sche Vermutung bestätigt wird, wonach mehr Chromatin und mehr Cytoplasma lediglich ein Verhältnis von Ursache und Wirkung bilden. Die Möglichkeit, Ergebnisse und Annahmen, die so mannigfaltig lauten, derart unter einem gemeinsamen Gesichtspunkt zu sehen, bedeutet jedenfalls schon an und für sich einen großen und bleibenden Schritt vorwärts in ein Gebiet, welches vor wenig Jahren noch hoffnungslos dunkel erschien.

Viel weniger besteht eine derartige Möglichkeit bei einigen weiteren Anschauungen, welche die geschlechtsbestimmenden Ursachen ebenfalls in den Kern, und zwar in dessen Vererbungssubstanz verlegen. Der erste, welcher einen derartigen Interpretationsversuch unternahm, war wohl *H. E. Ziegler:* von der anerkannten Voraussetzung ausgehend, daß das Geschlecht sich vererbt, soll aus dem Kind ein Mädchen oder ein Knabe werden, je nachdem, ob die ihm zu gleichen Teilen überkommenen Chromosomen der Majorität nach von den Großmüttern oder Großvätern herstammten. *Ziegler* selbst gibt zu, daß diese Hypothese in den Fällen von Dinophilus, der Rotiferen, Cladoceren, Hymenopteren und Pflanzenläuse (also gerade den uns am genauesten bekannten Fällen) ihre Ausnahmen findet; einen noch ernsteren Einwand erhebt *Morgan* (1905b), indem er darauf hinweist, daß sehr oft, besonders bei Organismen mit geringer Chromosomenzahl, gleich viele großväterliche und großmütterliche Chromosomen die Zellen des Kindes konstituieren müssen, welches dann weder männlich noch weiblich sein dürfte.

Am Schlusse seines Referates über *Zieglers* Theorie macht *Morgan* (1905 b) die beachtenswerte Bemerkung, daß das Problem der Geschlechtsbestimmung vielleicht weniger ein morphologisch-cytologisches, als ein chemisch-cytologisches sei, — ein Ausblick, der in neuesten Aufstellungen *Wolterecks* (1911) seine Stütze findet. Doch scheint ihn *Morgan* aufgegeben zu haben, da er es ist, der später (1911 a) die Lehre vertritt, daß die Geschlechtsanlagen nicht einmal durch die sichtbaren Unterschiede des Chromosomenvorrates, sondern innerhalb desselben als „Gene", somit als morphologisch abgegrenzte, repräsentative Partikelchen gegeben seien. Die Heterochromosomen enthalten zweifellos noch viele andere Erbeinheiten als die fürs Geschlecht. Dabei stellt sich *Morgan* die Anlagen für weiblich und männlich nicht als qualitativ, sondern nur als quantitativ verschieden vor (1909 d, S. 306 ff.).

Ähnlich, wenn auch nicht gleich — *Morgan* (1911 a) macht auf die Unterschiede ausdrücklich aufmerksam, welche besonders darin bestehen, daß bei ihm ein besonderes männliches Gen nicht vernachlässigt wird —, ist die Auffassung von *Castle* (1909), der die Tatsache der alternativen Vererbung des Geschlechtes dazu benützt, um sie der „Presence-Absence"-Theorie von *Bateson* (1909) unterzuordnen. „Der weibliche Zustand ist gleich dem männlichen nebst irgend etwas, was dazukommt. Männlichkeit ist also nicht der *Mendel*sche Allelomorph-Charakter zu Weiblichkeit, sondern der Unterschiedsfaktor zwischen Männchen und Weibchen ist allelomorph zur Abwesenheit dieses Faktors. Seine Anwesenheit bedeutet Weiblichkeit, seine Abwesenheit Männlichkeit". Die Anwesenheit eines Faktors (Merkmals) muß nach der Presence-Absence-Theorie immer dominant sein über dessen Abwesenheit; es macht das Wesen des „Dominierens" aus, daß sein Vorhandensein bei dem einen Elter die Lücke beim anderen zudeckt.

Morgan, der, wie erwähnt, eine besondere männliche, wenn auch von der weiblichen nur quantitativ verschiedene Erbeinheit annimmt (während nach *Castle* Männlichkeit zustandekommt, indem die Erbeinheit für Weiblichkeit fehlt), macht aufmerksam, daß *Castles* Hypothese das neuerdings wieder gesicherte Auftreten von männlichen Merkmalen bei Weibchen und weiblichen Merkmalen bei Männchen nicht erklären könne. *Castle* selbst sah schon Schwierigkeiten in der Vererbung weiblicher Charaktere durch das Männchen und umgekehrt, sowie in den Überschußbildungen, die gerade beim männlichen Geschlecht die Regel bilden. Nun wäre zwar das Männchen nach *Montgomery* (1904) und *Poll*, im Gegensatze zur weiter verbreiteten Anschauung von *Hunter* bis *A. Brandt*, nur bei Amnioten das „progressive" Geschlecht. Trotzdem würde dann die Ansicht von *Castle* der allgemeinen Gültigkeit entbehren. Ob man aber nicht doch für die Mehrzahl der Organismen die Tendenz zu stärkerer oder rascherer Variabilität, somit zu phylogenetischem Fortschritt auf Seite des Männchens findet, muß angesichts der Tatsache, daß das beispielsweise bei Amphibien und Insekten häufige Kleinersein des Männchens durchaus nicht mit Einfacher-,

Undifferenziertersein gleichbedeutend ist und daß man gerade auch bei den Insekten *(Standfuß, Schroeder)* das Männchen jederzeit gründlicher modifizieren kann, mindestens dahingestellt bleiben. Das Geschlecht, als fester, ursprünglich von außen her fixierter Bestandteil des genotypischen Besitzes eines Organismus, folgt zweifellos den *Mendel*schen Vererbungsregeln; die Presence-Absence-Theorie darauf anzuwenden, erscheint verfrüht.

Weitaus plausibler erscheint es, mit Bezug auf die heute vorliegenden Tatsachen die Idee *Morgans* (1905 b) von einem in der Zelle wirksamen chemischen Auslösungsfaktor der Geschlechtsverteilung aufzugreifen, was denn auch *Woltereck* (1911 a, b) — unabhängig von *Morgan* — getan und durchgeführt hat. Kernplasmarelation und Heterochromosomen sind ihm nur frühe Geschlechtsmerkmale, aber keine Geschlechtsursachen (ähnlich *Montgomery* 1910 a). Als inneren Ursachenmechanismus, in den zu gewissen, sensiblen Perioden äußere Faktoren einzugreifen vermögen, nimmt er lediglich „in jedem Ei verschiedene konkurrierende Geschlechtssubstanzen" an, „von denen jedesmal die eine aktiviert wird, während die andere latent bleibt. Das Latentbleiben (der jeweils „rezessiven" Anlagesubstanz) muß auf irgendeinem, von innen oder von außen verursachten Hemmungsvorgang beruhen; und zwar konnten solche Hemmungen in verschiedenen Epochen der Eibildung nachgewiesen werden... Wenn wir — wie ich es für nützlich halte — die Vorstellungen der Ferment- und Antigenlehre als vorläufiges Modell für die Auffassung dieser Vorgänge benutzen, so können wir in dem wechselnden Auftreten von spezifischen Hemmungsstoffen (Paralysatoren) oder von Aktivierungsstoffen (Aktivatoren) die eigentlichen Ursachen der Geschlechtsperiodizität vermuten; die Geschlechtssubstanzen selbst können wir uns unter dem Bilde von (latenten) Profermenten und (aktivierten) Fermenten vorstellen."

Diese Anschauung, auf welche schließlich auch der von *Bugnion* gewonnene Gesichtspunkt hinausläuft, ist sogar mit der Kernplasmarelation und den Assimilationschromosomen nicht unvereinbar, sondern bedeutet ein weiteres Glied nach innen in der Reihe von Ursachen und Wirkungen, welche (ursprünglich) mit (später erblich festgelegten) Schwankungen der Assimilationsmöglichkeit in der Außenwelt beginnt und mit dem Eingreifen in den inneren Kausalmechanismus endigt, dessen Regulatoren das Chromatin und die Kernplasmarelation, dessen Katalysatoren die Fermente und Profermente sein mögen.

Es wäre undankbar, angesichts von alledem nicht ausdrücklich zu konstatieren, daß uns die Fortschritte der Experimentaltechnik, Cytomorphologie, Cellularphysiologie und Biochemie auf den *Darwin*schen Standpunkt zurückgebracht haben, wonach in jedem Geschlecht die Elemente des anderen vorhanden sind; zu einem Standpunkt, der, obgleich vielfach aufgegeben, von *Morgan* neuerdings (1911 a, S. 68) angenommen, von *Strasburger* und *Semon* nie verlassen wurde.

Kurze Zusammenfassung der Resultate über Geschlechtsdifferenzierung:

1. Jede Keimzelle, gleichviel ob Ovulum oder Spermium, enthält die Elemente (Gene, Profermente) für das männliche und für das weibliche Geschlecht.

2. Viele Keimzellen, bei manchen Organismen alle Eier, bei anderen alle Samenkörperchen, besitzen außerdem die Tendenz, von dieser doppelten Anlage nur die eine weiterzuentwickeln: die männliche oder die weibliche, während die andere zwar nicht verschwindet, aber rudimentär bleibt. Die Geschlechtstendenz kann morphologisch in Gestalt eines Plus an Chromatin im Ei- oder Samenkern sichtbar sein.

3. Entwickeln sich aber beide Geschlechtsanlagen annähernd gleichmäßig, so entsteht ein mehr (Hermaphroditismus verus) oder minder vollkommener (Pseudohermaphroditismus, Herm. secundarius) Zwitter, was sich bei manchen Organismenarten generell, bei anderen nur individuell ereignen kann.

4. Die Keimstöcke der Organismen enthalten entweder nur einerlei Keimzellen, d. h. solche, die sämtlich dieselbe Geschlechtstendenz besitzen (reinrassige Keimstöcke), oder zur einen Hälfte Keimzellen, welche diese, zur zweiten Hälfte solche, welche die andere Geschlechtstendenz entfalten (gemischtrassige Keimstöcke).

5. Sind innerhalb einer Spezies die männlichen Keimstöcke gemischtrassig (ist das männliche Individuum der betreffenden Art ein Heterozygot), so sind die weiblichen Keimstöcke derselben Spezies in der Regel reinrassig (das Weibchen ist ein Homozygot) oder umgekehrt.

6. Die Geschlechtstendenz vererbt sich wie ein beliebiges anderes (Spezies- oder Varietäten-) Merkmal: meist nach der alternativen Vererbungsregel, wobei infolge des Zusammentretens je eines homo- und heterozygotischen Individuums ungefähr gleich viele Weibchen und Männchen herauskommen; seltener nach der gemischten Vererbung, wobei aus getrenntgeschlechtlicher Elterngeneration eine zwitterige Kindergeneration hervorgeht.

7. Die Geschlechtstendenz gleicht auch darin den übrigen Charakteren, daß sie während gewisser Reifungsperioden labil genug ist, um in die entgegengesetzte Tendenz umgeschaltet zu werden. Unter gleichbleibenden äußeren Bedingungen geschieht dies bei der Kreuzung, wenn die andere Tendenz dominiert; unter wechselnden äußeren Bedingungen vermögen diese selbst umgestaltend in den inneren Mechanismus einzugreifen, indem sie von den beiden möglichen Geschlechtstendenzen die eine hemmen oder stärken.

8. Als letzter Termin, bei welchem eine solche Umschaltung, sei es durch innere oder äußere Ursachen, noch ermöglicht wird, ist der Befruchtungsmoment anzusehen. Später können von der entgegengesetzten Geschlechtsanlage einige Züge hervorgebracht, der essentiale Geschlechtstypus aber kann nicht mehr beeinflußt werden.

9. Alle äußeren und inneren Faktoren, welchem Energiegebiet sie auch angehören mögen, die den Assimilationsprozeß in der Zelle steigern,

verschieben das Verhältnis zwischen Kern und Cytoplasma zugunsten des letzteren und lassen das Weibchen entstehen; alle Faktoren, die jenen Prozeß herabsetzen, verschieben die Kernplasmarelation zugunsten des Kernes und lassen den Keim zu einem Männchen werden. Die aus beliebiger Ursache umgeschaltete Geschlechtstendenz überträgt sich auf die Nachkommen ganz ebenso, wie sie es früher in ihrer primären Gestalt tat.

10. Die Einheitlichkeit, welche hinsichtlich des Variations- und Vererbungsmodus zwischen Geschlechts- und anderen Art- oder Rasseneigenschaften besteht, berechtigt zur Annahme, daß all diese Merkmale auch hinsichtlich ihres Ursprunges nicht prinzipiell verschieden sind. Äußere Faktoren, welche auf die Assimilation einwirkten, haben die Arbeitsteilung zwischen großen, plasmareichen, langlebigen, ruhenden und kleinen, plasmaarmen, kurzlebigen, beweglichen Gameten induziert, direkte und funktionelle Anpassung haben die so entstandenen Unterschiede weiter ausdifferenziert, Vererbung hat sie so befestigt, daß sie heute eben jenen, ursprünglich induzierenden Außenumständen oft kaum mehr zugänglich erscheinen.

Es ist meiner Meinung nach ein Hauptfehler der biologischen Deduktion, daß sie das Jetzt und das Ehemals, daß sie Befestigtsein und Entstandensein noch immer nicht genügend auseinanderhält. Ein Experimentator, der die Lebensbedingungen heute in seinen Kulturen ohne Wirksamkeit findet, wird gewiß den Schluß ziehen, daß sie überhaupt unwirksam sind, d. h. von jeher unwirksam waren — eine Art der Schlußfolgerung, die selbstverständlich durch nichts gerechtfertigt und angesichts des uns in Fleisch und Blut übergegangenen Deszendenzgedankens auch nicht mehr verständlich ist.

Eine direkte Prüfung der in den letzten Zeilen von Punkt 10 der Zusammenfassung vorgebrachten Anschauung steht zurzeit noch aus; sie wäre durchführbar, indem man isogametische Protozoen durch Herstellung zweier Kulturen mit verschiedenem Teilungstempo (durch Temperatur, Ernährung wiederholt erreicht) heterogametisch machen und dann zur Kopulation bringen würde. Es ist durchaus möglich, daß sich das schnellere Teilungstempo, welches den Teilungsprodukten das Zurückgewinnen der Ursprungsgröße vor der jeweils nächstfolgenden Teilung nicht mehr gestattet und sie dergestalt zu Mikrogameten werden läßt, bei genügend langer Versuchsführung in einem Teil der Nachkommen fixiert und so die Differenzierung in Mikro- und Makrogameten erhalten bliebe.

III. Ursprung der genitalen und extragenitalen Geschlechtsunterschiede: Erklärungsversuche vor Einsetzen der experimentellen Methoden.

Wir verfolgten deskriptiv und kausal die Entstehung der Gameten, der zur Kopulation bestimmten Zellen und ihre Differenzierung in Mikro- und Makrogameten. Wie jede organische Differenzierung beruht sie auf

Arbeitsteilung; die Doppelarbeit — Beistellung des erforderlichen Keimmateriales und gegenseitiges Suchen — war ursprünglich von gleichen Zellen in gleicher, nur quantitativ halbierter Weise zu leisten; wir sehen aber jene zweifache Arbeit später in qualitativer Weise aufgeteilt, indem die Mikrogameten oder Samenkörperchen auf Kosten ihrer Lebensfähigkeit nur noch das Suchen und Finden, die Makrogameten oder Eikörperchen auf Kosten ihrer Beweglichkeit nur noch die Materiallieferung behalten und allerdings zu höchster Vollendung ausgebildet haben. Daß die Bisexualität nichts Ursprüngliches ist, hat *F. Braem* (1910) in überzeugender Weise dargelegt.

Im Protistenreiche, wo Kopulationszelle und Geschlechtsindividuum noch ein und dasselbe bedeuten, ist mit der Gametendifferenzierung eo ipso eine solche des ganzen Lebewesens gegeben; aber auch für den hochzusammengesetzten Metazoen- und Metaphytenorganismus, wo nur ein relativ kleiner Körperabschnitt Gameten aus sich hervorgehen läßt, konnte es nicht gleichgültig bleiben, ob aus dieser Region unruhige, plasmahungrige und kurzlebige Mikrogameten oder träge, plasmareiche Makrogameten hervorgehen sollten. Die Erfordernisse der verschiedenen, von den Gameten zu leistenden Arbeiten und damit die Arbeitsteilung selbst mußten allmählich auf ihren Träger und Besitzer übergehen. Die Funktionen der getrenntgeschlechtigen Gameten, welche der zukünftigen Entwicklung die besten Bedingungen bereiten, finden wir daher auch in der Eigenart des ganzen Körpers der Geschlechtstiere ausgeprägt: wir finden beim Männchen das raschlebige Suchen, Werben, Haschen und Vergewaltigen, die Entfaltung der höchsten vitalen Energie, die extremst fortschrittliche Tendenz in Keimes- und Stammesentwicklung, und wir finden beim Weibchen das geruhige Erwarten, das konservative Stehenbleiben in Ontogenese und Phylogenese, die satte Ausdauer, die zähe Geduld, die nimmermüde Widerstands- und hierdurch arterhaltende Kraft. Mit der entgegengesetzten Ansicht von *Montgomery* (1904) und *Poll* habe ich mich schon zu Ende vorigen Kapitels beschäftigt; sie ist bis zu einem gewissen Grad durch tatsächliche Ausnahmen berechtigt, von denen noch die Rede sein wird.

Derartige Verschiedenheiten haften niemals an der bloßen Funktion; es gibt keine dauernde Veränderung der Tätigkeit ohne Gestaltsveränderung des sie ausübenden Organs und Körpers. So sehen wir denn schrittweise, von innen nach außen, immer größere Verschiedenheiten der Männchen und der Weibchen sich bemächtigen. Zuerst ist es nur das die Keimzellen absondernde drüsige Organ selbst, welches sich hier zum Ovarium, dort zum Testikel wandelt; dann sind es auch bereits die Ausführungsgänge, die Eileiter und Samenleiter, welche nicht mehr gleichen Verlauf und Umfang zu bewahren vermögen; des weiteren müssen sich ihre Mündungen umgestalten, es treten die äußeren Genitalien mit ihren Begattungs- und Reizapparaten auf. Aber auch an derjenigen Stelle, wo die im Innern produzierten Gameten an die äußere Körperfläche gelangen und wo nunmehr auch die Geschlechtsverschiedenheiten angelangt sind, bleiben die

Differenzierungen nicht stehen, sondern verbreiten sich bis zu verschiedensten Punkten des übrigen Körpers, häufig zwar an der Oberfläche bleibend, nicht selten aber auch sekundär an ganz anderen als den Ursprungsstellen in die Tiefe dringend. Gewöhnlich ist es, wie gesagt, das Männchen, welches sich durch größeren Reichtum an extragenitalen Sexualcharakteren auszeichnet als das Weibchen. Letzteres ist mehr der Jugendform ähnlich, in der die Geschlechter sich noch nicht oder wenig unterscheiden, und laut dem biogenetischen Grundgesetz ist dieses Beibehalten infantiler Charaktere gleichbedeutend auch mit einem Stehenbleiben auf älterer stammesgeschichtlicher Stufe. Die Weibchen verwandter Arten sind daher einander ähnlicher als die Männchen; bei einigen ostindischen Tagfaltern beispielsweise so ähnlich, daß man die betreffenden Arten fast nur an den extrem verschiedenen Männchenformen auseinanderhalten kann. Doch gibt es Ausnahmen: bei den Odinshühnern (Phalaropus), beim schwarzkehligen Laufhühnchen (Turnix nigricollis) Madagaskars ist es das Weibchen, welches in seinem Äußeren wie in seinem Benehmen vollständig die sonstige Rolle des Männchens angenommen hat. Vielleicht ist der Mensch im Begriffe, sich jenen Ausnahmen zuzugesellen.

Nur eine naive Anschauung vermöchte sich aber das allmähliche Werden, schrittweise Vordringen der Geschlechtsunterschiede nicht anders vorzustellen, als ob jeder vorausgegangene Schritt die unmittelbare und einzige Ursache des nächstfolgenden bilden müsse; als ob z. B. Anwesenheit eines Hodens stets selbst den direkten Anstoß, den formbildenden Reiz abgegeben habe, damit die Vasa efferentia in einen Penis übergehen und sich in weiterer Folge außen am Körper Geweihe, Kämme, Schillerfarben und Duftorgane ausbilden; und als ob umgekehrt das Ovar schon durch die von ihm ausgehenden Nervenstimuli und Sekrete die Entwicklung der Tuben, Oviducte, Uterinanschwellungen, Vaginen und an der übrigen Körperfläche die der Milchdrüsen, der abweichenden Behaarung usw. bewirke. Diese Vorstellung, als deren Hauptvertreter *Helmont*[1]), *Chérau*[1]), *Virchow*[1]), als deren zeitigste Gegner *Geoffroy St. Hilaire*[1]), *E. Klebs* (1876), *Puech, Hegar* (1903) genannt seien, war es in der Tat, welche die deskriptive und vergleichende Literatur bis vor kurzem beherrschte, zu deren Prüfung daher auch zunächst die meisten Versuchsmethoden, wie Kastration, Transplantation und Regeneration von Geschlechtsorganen, ersonnen wurden. Als Endresultat erblicken wir gegenwärtig zwar ein biologisch außerordentlich interessantes, gewaltiges Tatsachenmaterial, müssen aber auch anerkennen, daß all jene Methoden, da die Voraussetzungen, von denen sie ausgingen, die Arbeitshypothesen, welche ihnen die deskriptive und komparative Wissenschaft zu prüfen aufgab, zum großen Teile falsch waren, nicht den richtigen Weg dargestellt haben, der uns über die Entstehung der Sexualcharaktere aufklären kann. Die Entstehung der Sexualcharaktere war daher bis vor kurzem ebenso dunkel wie die Entstehung der Sexualität, der Geschlechts-

[1]) Zitiert nach *Biedl,* 1910.



bestimmung überhaupt, und auch gegenwärtig sind wir noch weit von völliger Klarheit entfernt.

Der Wandel in den Ansichten vollzieht sich zunächst parallel mit den Fortschritten in Kenntnis der inneren Sekretion; die Entdeckung, daß dem Nervensystem nicht der regierende, sondern nur der regulierende Einfluß zukomme (auch dieser letztere wird von manchen Autoren bestritten), während die gestaltlichen Vorgänge von chemisch wirkenden Hormonen beherrscht werden, ließ eine Reihe von Forschern jene alte Anschauung mehr oder weniger verlassen, obwohl sie ihr andrerseits noch nahestehen. *Herbst* betont ausdrücklich (1901), daß der Zusammenhang zwischen Geschlechtsdrüsen und sogenannten sekundären Sexualcharakteren „jedenfalls nicht derartig ist, daß die männlichen Keimdrüsen die Entstehung der männlichen Sexualcharaktere und die Ovarien die der weiblichen auf irgend eine Weise veranlassen . . . Die sekundären Sexualcharaktere können sich also ohne das Vorhandensein der entsprechenden Geschlechtsdrüsen entwickeln oder, richtiger gesagt, zu entwickeln beginnen". Aber „zur vollständigen, normalen Ausbildung der sekundären Sexualcharaktere ist also das Vorhandensein der entsprechenden Keimdrüsen, und zwar in funktionierendem Zustande, unerläßlich . . . Abgesehen von dieser positiven Wirkung üben nun aber die funktionierenden Keimdrüsen noch eine negative aus: sie verhindern, daß die sekundären Sexualcharaktere des entgegengesetzten Geschlechts in Erscheinung treten". Dieselben Sätze stellt *Herbst* auch für die äußeren Genitalien und Geschlechtsgänge auf, ferner für die beiden letzten Kategorien den Satz: „Der formative Einfluß auf die Geschlechtsgänge (und äußeren Genitalien, S. 86 — Ref.) ist in seiner Wirkung an ein bestimmtes Entwicklungsstadium gebunden."

Cunningham (1900, 1908) läßt vorwiegend auch den Einfluß der äußeren Lebensumstände und der Lebensverrichtungen zur Geltung kommen, deren gestaltende Resultate unter Kontrolle der Hormone stehen (1908): „Die Merkmale sind in ihrer Verteilung und Funktion mit den besonderen sexuellen Gewohnheiten der Arten, in welchen sie auftreten, in enger Beziehung . . . Man vermutete früher, daß die Verknüpfung zwischen primären und sekundären Geschlechtsorganen durch das Nervensystem geliefert, also nervöser Natur wäre. Gegenwärtig haben die Physiologen bewiesen, daß die Verknüpfung in Wirklichkeit chemisch ist und daß die Entwicklung der Merkmale durch eine Hormone bestimmt wird, welche durch die Geschlechtsdrüse bei der Spermatogenesis oder Oogenesis erzeugt ist." — *G. Smith,* der bei parasitär kastrierten Krabbenmännchen zuerst die Entwicklung der weiblichen extragenitalen, dann erst der weiblichen essentialen Geschlechtscharaktere beobachtete, fühlt sich dadurch zur Ansicht gedrängt (1909), daß die sexuellen Substanzen unabhängig vom Vorhandensein einer differenzierten Gonade im Körper vorhanden sind und nicht bloß die Entwicklung der „sekundären", sondern auch die der „primären" Geschlechtsorgane kontrollieren, was so ziemlich auf Annahme eines Somageschlechtes herauskommt.

Die Existenz aller erdenklichen Kombinationen von essentialen, genitalen und extragenitalen Sexualcharakteren bei Hermaphroditismus verus und secundarius, derart, daß homologe mit heterologen bunt gemischt vorkommen und beispielsweise Fälle bekannt sind, wo das Vorhandensein von Hoden mit allen sonstigen Merkmalen des weiblichen Geschlechtes verknüpft ist, führte *Halban* (1903) zu folgender Annahme: Die Keimdrüsen üben zwar einen innersekretorischen (chemischen), protektiven Einfluß auf die übrigen Geschlechtsattribute, so zwar, daß diese sich nur bei Anwesenheit einer Keimdrüse vollends zu entwickeln vermögen; es ist aber gleichgültig, ob es die homologe oder heterologe Keimdrüse ist. Das Ovar vermag ebensogut die männlichen wie die Testikel die weiblichen Attribute zu protegieren. *Herbsts* Annahme vom hemmenden Einfluß der homologen Keimdrüse auf die heterologen Sexualcharaktere entfiele demnach.

Unter den modernen Autoren ist anscheinend *Biedl* (1910), wenn auch nicht mehr auf dem Boden der Nerven-, sondern der Hormonentheorie stehend, der ursprünglichen Ansicht eines direkten Abhängigkeitsverhältnisses zwischen somatischen Geschlechtsmerkmalen und Generationszellen am nächsten geblieben: „Auf Grund der vorgebrachten Daten werden wir wohl mit Berechtigung annehmen dürfen, daß die Merkmale des Geschlechts schon in ihrer Entstehung von der Keimdrüse abhängig sind und daher ganz zutreffend als sekundäre zu bezeichnen sind. Daß die volle Ausbildung derselben nur unter dem Einflusse der Generationszellen erfolgt, wird von keiner Seite bestritten.“ (S. 337, vgl. ganz besonders auch S. 351, die ersten zwei Zeilen, sowie S. 362, Zeile 18, 19; 365, 1. Absatz.)

Neben der Annahme, daß die Geschlechtsunterschiede durch direkten morphogenen (gleichviel ob nervösen oder sekretorischen Reiz) seitens der Keimzellen geschaffen werden, mußte, wie ich vorgreifend bemerken will, von vornherein eine zweite, ganz andere, nicht bloß dem Grade nach von jener verschiedene Möglichkeit offen erscheinen: nämlich diejenige, daß die Keimzellen nur indirekt an der Erzeugung sonstiger Geschlechtsunterschiede beteiligt sind, insoferne, als sie ihren Trägern, dem Soma, zunächst eine andere Tätigkeit aufoktroyieren, ein in fast allen Teilen funktionell verschiedenes Individuum aus ihm machen; und erst diese abweichenden Funktionen nun erzeugen unmittelbar am Körper die ihnen zusagenden Bildungen, liefern als funktionelle Anpassungen die zur Begattung eingerichteten Genitalien, Brut- und Lockapparate, Bewegungs- und Kampfmittel. Hierzu gesellen sich unmittelbare Einwirkungen der Außenwelt (direkte Anpassungen), die ebenfalls nicht bei beiden Geschlechtern gleich ausfallen können, schon deshalb nicht, weil die Männchen selten genau die gleiche Lebensweise führen wie die Weibchen, sich also aktiv anderen Bedingungen aussetzen; ferner, weil die essentiellen, plasmatischen Verschiedenheiten eine verschiedene Reaktion auf physikalische und chemische Agentien bereits primär zur Bedingung machen. Ich stelle diese Anschauung jetzt nicht als Tatsache, sondern nur als Eventualität hin, die neben der ersterwähnten a priori zuzugeben war. Die vorliegenden Experimente sollen

entscheiden, welche von beiden Ansichten die richtigere ist oder ob etwa in der einen Genitalregion dieser, in der anderen jener Ansicht der Vorzug gebührt. Bevor wir uns aber den Experimenten zuwenden, müssen noch weitere Ansichten berücksichtigt werden, die sich die beschreibende und vergleichende Naturgeschichte vom Zustandekommen der Geschlechtsunterschiede entworfen hatte. Eine solche Ansicht mit ihren diversen Modifikationen haben wir soeben kennen gelernt: daß nämlich die genitalen subsidiären und die akzidentalen Geschlechtsunterschiede direkt von den essentialen durch innere Sekretion und Nerveneinfluß hervorgebracht oder wenigstens gefördert und sonstwie beeinflußt werden, eine Ansicht, die, wie wir sehen werden, von Kastrationsversuchen zunächst bestätigt zu werden schien, den feineren Analysen und den anderen Methoden, namentlich denen der Transplantation und Züchtung, nur in relativ geringem Umfange standhalten konnte und heute zwar keineswegs ganz aufgegeben zu werden braucht, aber eingeschränkt dasteht. Man kann sie als Hypothese vom spezifischen formativen Einfluß der Keimdrüse kurz bezeichnen. Ihr ähnlich ist eine andere Hypothese, welche vom deskriptiven Material und seiner vergleichenden Zusammenstellung dargeboten werden konnte, die aber insoferne einen Fortschritt bedeutet, als sie den formativen Reizen der Keimdrüsen, welche auch hier als das treibende Moment angenommen werden, keinen so spezifisch qualitativen, sondern nur einen quantitativen Charakter zuschreibt. Man könnte sie die Hypothese vom Mehrverbrauch des weiblichen und Materialüberschuß des männlichen Körpers nennen. In ihrer Darstellung lehne ich mich enge, mitunter fast wörtlich dem betreffenden Abschnitt im ausgezeichneten Werke *Hesse-Dofleins* an, bis zu dem Punkte, wo ich die Hypothese ablehne.

Es ist längst bekannt und für sehr zahlreiche Tierarten statistisch und experimentell nachgewiesen, daß die Männchen eine größere Variabilität besitzen als die Weibchen. Auch hier habe ich schon auf diese Erscheinung hingewiesen und erwähnt, daß bei nahe verwandten Arten die Weibchen einander bisweilen zum Verwechseln ähnlich sind, während die Männchen weit größere Unterschiede zeigen. Oft sind auch von ein und derselben Art mehrere verschiedene Männchenformen, aber nur eine Weibchenform bekannt. Wo umgekehrt mehrere Weibchenformen zu einer einzigen Form des Männchens gehören, ist nicht die in diesen Fällen ausnahmsweise größere Variabilität des Weibchens schuld daran, sondern der Umstand, daß einige weibliche Individuenkomplexe, wohl meist unter dem Einflusse äußerer Faktoren, begonnen haben, dem phyletisch vorausgeeilten Männchen stufenweise nachzuhinken und ihm daher mehr oder weniger ähnlich geworden sind, während die übrigen Weibchen noch an ihrer ursprünglichen Form festgehalten haben. Das ist auch die Ansicht von *P. Schulze*, der die Weibchenformen der Schmetterlinge geradezu als Zeugen für ihre Artvergangenheit anruft. Man hat auch versucht, diese Vorkommnisse, von denen das bekannteste die indischen Tagfalter Papilio merope, Hypolimnas bolina und H. misippus darstellen, durch Mimikry zu erklären, was aber

kaum berechtigt ist. Doch das gehört jetzt nicht unmittelbar hierher; jetzt sollte nur von der Tatsache ausgegangen werden, daß die Männchen in der Regel viel variabler sind als die Weibchen. Auch in denjenigen Experimenten, wo durch äußere Faktoren morphologische Änderungen einer Art erzielt wurden, so besonders bei den Schmetterlingsversuchen, zeigt sich das Männchen zumeist leichter und ausgiebiger geneigt, auf die angewendeten Temperatur- oder Feuchtigkeits- oder Ernährungsextreme zu reagieren. In der Bluttemperatur kommt das allerdings noch nicht zum Ausdruck, wie vergleichende Messungen von *Löer* an verschiedenen Haustieren zeigten. Es hat also schon frühzeitig das Nachdenken der Forscher angeregt, worin denn diese erhöhte Veränderlichkeit der Männchen ihre Ursache haben möge. Und da verfiel man auf die geringere stoffliche Inanspruchnahme, welche die Männchen bei der Fortpflanzung zu erdulden haben. So wird ein Überschuß an Stoffen gewonnen, die anderweitig verwendet werden können, und dies geschehe eben durch Anlage der akzidentalen Geschlechtsunterschiede einschließlich der rein funktionellen und Temperamentsmerkmale. Ähnlich wie sich nach *Darwin* (1878) die größere Variabilität der Haustiere und Nutzpflanzen gegenüber den im Freien lebenden Stammarten durch die reichlichere Ernährungsmöglichkeit der domestizierten Formen erklären lasse, sei auch die Variationstendenz der Männchen durch morphologischen und physiologischen Verbrauch der bei der Fortpflanzung gesparten Stoffe zu verstehen. Eine ähnliche Ansicht vertritt *Kennel*, der den Abstand zwischen ♂ und ♀ ebenfalls dem Verbrauch größerer Substanzmengen und komplizierterer Stoffarten durch das letztere zuschreibt; aber nicht so sehr das ♂ verfüge über größere Variabilität in positiver Richtung, sondern das ♀, gerade wegen seines Mehrverbrauches, über größere Variabilität, und zwar in regressiver, degenerativer Richtung.

Einige Schwierigkeiten, denen gedachte Hypothese begegnet, werden in dem heute bereits zitierten Werke von *Hesse* und *Doflein* in geschickter Weise widerlegt, ihre Gültigkeit in den scheinbar widersprechenden Fällen durch leicht zugängliche, quantitative Daten belegt. Während die Hypothese bei gleicher Größe von Männchen und Weibchen oder dort, wo ersteres gar größer ist, ohne weiters einleuchtet, ergibt sich eine solche Schwierigkeit da, wo das Männchen kleiner ist. Da aber die sexuellen Leistungen selbst bei kleineren Männchen noch in keinem Verhältnis zu seiner Körpergröße stehen, wäre dieser erste Einwand hinfällig; denn der Eierstock des reifen Lachses wiegt beispielsweise das Siebenfache, bei der Kröte das 46-, beim Grasfrosch das 30fache wie der Hoden. Noch günstiger für die Hypothese stellen sich die Verhältnisse bei Tieren mit annähernd gleich großen Geschlechtern: es läßt sich berechnen, daß das Sperlingsweibchen jährlich 120%, das Sperlingsmännchen dagegen nur 8% seines Körpergewichtes in Form von Geschlechtsprodukten verausgabt. Beim Hund läßt sich das Gewicht eines einmaligen Samenejakulates auf 1 *g* schätzen; der aus 10 Jungen bestehende Wurf einer 22 *kg* schweren Hündin aber auf 4·4 *kg*.

Rechnet man selbst 20 Begattungen und mehr auf einen Wurf, so bleibt die Leistung des Weibchens noch etwa das 200fache der männlichen Leistung.

Eine ihrer besten Stützen findet die in Rede stehende Hypothese darin, daß Männchen, die hinsichtlich ihres Stoffverbrauches für Genitalzwecke an das Weibchen herankommen, keine Geschlechtsunterschiede aufweisen. So sind die Gonaden bei den gesellig laichenden Fischen, z. B. den Dorschen, Heringen, Weißfischen, ungefähr gleichgroß; sie haben einen bedeutenden Samenkonsum, damit die aufs Geratewohl ins Wasser ausgestoßenen Eier von den Spermatozoen aufgefunden werden können. Damit steht im besten Einklang der Mangel an Temperament und Hochzeitsattributen, welche bei den meisten Cypriniden höchstens in Form eines aus weißen Wärzchen bestehenden Brunstausschlages auftritt, sich zuweilen aber auf beide Geschlechter erstreckt. Bei den Salmoniden und dem Stichling, wo der Hoden wiederum wesentlich kleiner ist als der Eierstock, bei den Labyrinthfischen und Kärpflingen, wo begattungsähnliches Aneinanderschmiegen oder gar — bei den viviparen Cyprinodonten — eine wirkliche innere Befruchtung stattfindet und das Sperma daher nur sparsam verbraucht wird, sind permanente und periodische Sexualcharaktere sowie väterliche Brutpflegeinstinkte vorhanden, und es werden heftige Kämpfe um die Weibchen aufgeführt. Ganz ähnlich ist es bei den Blatthornkäfern: wo sich alle zwei Geschlechter an der Brutpflege beteiligen, wie bei den pillendrehenden, -schleppenden und -eingrabenden Ateuchus-, Sisyphus- und Aphodiusarten, fehlen nahezu oder ganz die Attribute der Männlichkeit; wo die Sorge für die Nachkommenschaft dem Weibchen allein überlassen bleibt, schmücken sich die Männchen mit Höckern, Hörnern, gabeligen und geweihartigen Auswüchsen. Analog wie bei der Mehrzahl der Fische findet auch bei den Coelenteraten, Echinodermen und meisten Anneliden die Begegnung der Zeugungsstoffe frei und zufällig im Wasser statt, wohin sie daher in großer und ungefähr gleicher Menge entleert werden; weitere Folge davon ist abermals Mangel an akzidentalen Geschlechtsunterschieden. Hingegen gibt es unter den Anneliden einen Fall (Autolytus), wo die Männchen viel größer sind und ihre Geschlechtsprodukte nur in 3 oder 5 Segmenten erzeugen, die kleinen Weibchen dagegen ihren ganzen Körper, sogar einschließlich der Parapodien, damit anfüllen; obendrein leistet das Weibchen Brutpflege und der Samenvorrat wird vermutlich durch einen begattungsähnlichen Vorgang haushälterisch verwendet. Hier haben wir extremen Geschlechtsdimorphismus.

Auch bei anderen Tieren zeigt es sich vielfach, daß größere Männchen stärker ausgebildete Sexualcharaktere besitzen, denn mit zunehmender Körpergröße sinkt natürlich das Verhältnis zwischen dieser und dem Verbrauch für Geschlechtsstoffe. Unter den Käfern trifft so etwas zu bei den Lucaniden und Lamellicorniern; unter den Fischen bei Cichliden und Osphromeniden; unter den Amphibien bei den Tritonen; unter den Reptilien bei Krokodilen, Lacertiden, Agamen und ganz besonders

den Leguanen; unter den Vögeln bei Straußen, Hühnern, Paradiesvögeln und Kolibris; unter den Säugern bei Hirschen und Bisonen sowie gewissen Robben, den Seelöwen und der Klappmütze (Cystophora). In all diesen Gruppen kann man, und zwar zuweilen in schönster Abstufung, verfolgen, wie Kleinerwerden des Männchens oder Größerwerden des Weibchens allmählich die Sexualcharaktere geringer macht und schließlich aufhebt; Auerhuhn, Birkhuhn, Haselhuhn, Schneehuhn bilden eine solche Stufenfolge in absteigender Reihe innerhalb der Waldhühner; Perl-, Smaragd-, Zaun- und Bergeidechse eine solche bei den Lacertiden; Band-, Kamm-, Marmor-, Teich-, Berg-, portugiesischer und italienischer Wassermolch bilden eine ebensolche unter den Tritonen, wobei der Rückenkamm am höchsten und durch Auszackungen am differenziertesten ist, wo das Männchen am größten, weniger hoch und dabei ganzrandig, wo das Männchen gleichgroß, ganz fehlt, wo es kleiner ist als das Weibchen.

Verbindet sich zunehmende Größe des Weibchens mit geringer Fruchtbarkeit desselben, so fehlen auffälligere Geschlechtsunterschiede entweder erst recht, wie bei den nur 1—2 Eier legenden Alken, Pinguinen, Tauben, Papageien und Adlern, oder die Sexualcharaktere sind im Gegenteile sogar auf Seiten des Weibchens, wie in den schon erwähnten Fällen der Odins- und Laufhühner, deren farbenprächtige Weibchen nur 4, im Verhältnis zur Körpergröße sehr kleine Eier legen und außerdem die Ausbrütung wie Auffütterung dem Vater überlassen.

Neben den gegenseitigen Größenverhältnissen spielt natürlich auch das Zahlenverhältnis der Geschlechter eine große Rolle hinsichtlich des Verbrauches an Genitalprodukten. Wie wir schon im II. Kapitel gehört haben, leben zwar in den meisten Fällen annähernd ebenso viele Männchen wie Weibchen einer Spezies nebeneinander, und wo es nicht der Fall zu sein scheint, sind wohl öfter die Fehlerquellen der Untersuchung als die Tatsachen dafür verantwortlich zu machen; dieses gleiche Verhältnis wird ja nahezu sicher durch die Geschlechtsvererbung im Sinne der *Mendel*schen Prävalenz- oder Spaltungsregel bedingt, indem wir dem einen beliebigen Geschlecht hinsichtlich seiner sexuellen Eigenschaften Reinrassigkeit oder Homozygotie, dem anderen Gemischtrassigkeit oder Heterozygotie zuschreiben dürfen. Aber bei manchen Arten findet eine Auslese unter den sich entwickelnden Keimen statt, so zwar, daß gleich viele Keime mit männlichen und weiblichen Tendenzen gebildet werden, aber entweder mehr männliche oder mehr weibliche Keime im Laufe der embryonalen oder postembryonalen Entwicklung zugrunde gehen. Meist ist größere Sterblichkeit das Los der Männchen, deren Geschlechtsbestimmung ja nach *R. Hertwig* infolge ihrer stark zugunsten des Kernes verschobenen Kernplasmarelation überhaupt hart an die Grenze der Entwicklungsmöglichkeit streift. Es entsteht dann eine Überzahl von Weibchen. Aber gewissen Einflüssen, denen die Männchen Widerstand leisten, unterliegen wieder die Weibchen leichter, so bei Schmetterlingsraupen dem

Hunger, so daß vorwiegend männliche Falter aus der Puppe schlüpfen, wenn die Raupen im Futter zu knapp gehalten waren. Diese Eliminationserscheinung hatte ja auch zu dem Irrtum verführt, daß man das Geschlecht noch in den Raupen umstimmen könne, während es doch im reifen Ei schon endgültig determiniert ist.

Es werden schließlich noch zwei weitere Tatsachen zugunsten der Hypothese angeführt, daß akzidentale Geschlechtsmerkmale Überschußbildungen sind: erstens die Kompensationserscheinungen beim Auftreten mehrerer Sexualcharaktere an Männchen ein und derselben Spezies. „Die Bockkäfer“, sagt *Hesse,* „sind in ihren gewöhnlichen Arten durch sehr lange Fühler der Männchen ausgezeichnet; bei den ursprünglichsten Formen jedoch haben die Männchen noch kurze Fühler, aber verlängerte Oberkiefer; schreitet man in der Reihe dieser Käfer fort, so findet man solche, bei denen die Fühler länger, die Kiefer aber stetig kürzer werden, ja, wir kennen eine Art (Acanthophorus confinis *Lameere* vom Kongo), bei der zweierlei Männchen vorkommen, das eine mit kürzeren Fühlern und stärkeren Oberkiefern, das andere mit längeren Fühlern und kurzen Kiefern ... Es ist weiter eine bekannte Tatsache, daß die besten Sänger unter unseren Singvögeln, z. B. Nachtigall und Grasmücke, ein anspruchsloses Kleid haben, während prächtige Männchen, wie der Gimpel, zu den weniger stimmbegabten Arten gehören. Es ist gleichsam ein „Fond“ vorhanden, von dem die sekundären Geschlechtsmerkmale bestritten werden, und wird auf der einen Seite mehr verbraucht, muß auf der anderen gespart werden.“

Zweitens spricht noch für die Materialüberschußhypothese, daß dort, wo der Keimstoffverbrauch fast oder ganz aufgehoben ist, sei es durch angeborene, sei es durch krankhaft oder operativ erworbene Funktionsunfähigkeit und Atrophie der Keimdrüsen, der Stoffüberschuß in andere Bahnen geleitet wird. So ist recht allgemein bekannt, daß Kastraten beiderlei Geschlechtes größer werden und reichlicheren Fettansatz zeigen, so daß Ochsen, Kapaune etc. leichter gemästet werden können als Stiere und Hähne. Ein Gleiches gilt von den Schwebeforellen des Bodensees mit ihren in der Entwicklung stehengebliebenen Gonaden, und vom Aal, der nicht geschlechtsreif wird, wenn an der Wanderung ins Meer verhindert und daher gezwungen, im Süßwasser zu verbleiben.

Soweit klappt also alles ganz schön. Aber nun kommt eine Aufzählung von Schwierigkeiten, welche für die besprochene Hypothese unüberwindlich sind. Zunächst erklärt sie nicht das Spezifische der Geschlechtsunterschiede. Wenn es nur die sogenannten primären Geschlechtsorgane gäbe, welche sich wenigstens innerhalb großer Gruppen ziemlich gleich bleiben, so würde die Hypothese genügen: denn es haben beispielsweise alle männlichen Säugetiere einen Penis, die allermeisten einen Descensus testiculorum, ein Scrotum; alle weiblichen Säugetiere eine Klitoris, Vagina und mit Ausnahme der Schnabeltiere Mammae und Mammillae, Euter und Saugwarzen. Aber warum haben die Hirschböcke ein Geweih, die Ziegen-

böcke stärkere Hörner und einen Bart, die Eber stärkere Hauer, die Elefantenbullen und männlichen Narwale stärkere Stoßzähne, nur die Hengste Eckzähne, der männliche Löwe aber eine Mähne? Hier läßt uns die Hypothese im Stich. Sie erklärt es allenfalls, warum akzidentale Sexualcharaktere gewöhnlich nur im männlichen Geschlechte auftreten, aber sie sagt nichts aus über die Entstehungsursachen der speziellen Formen jener Sexualcharaktere.

Es gibt noch schwerere Bedenken, welche das Fundament der Hypothese zu erschüttern drohen. Weshalb fehlen akzidentale Geschlechtsunterschiede bei so vielen Tieren, wo die Geschlechter einander an Zahl und Größe ebenbürtig und der Materialverbrauch des Männchens daher entschieden ein geringerer ist? Wie kommt es, daß so sehr viele Säugetiere, Vögel, Reptilien, Insekten, landlebende Molche und selbst lebendgebärende Fische, wie Aalmutter und Zitterrochen, wo äußerste Sparsamkeit des Spermaverbrauches garantiert ist, so geringe oder gar keine Männlichkeitsattribute aufweisen? Hier kann man immer noch sagen, daß eben besondere Bedingungen obwalten mögen, deren Kenntnis uns zurzeit verschlossen ist, wiewohl die Fülle derartiger Tatbestände jene Aussage sehr schwer macht.

Ganz unausweichlich aber wird die Frage, weshalb denn gerade das Weibchen trotz seines Mehrverbrauchs für Fortpflanzungszwecke in der Regel durch stärkere Fettentwicklung ausgezeichnet ist und darin dem männlichen Kastraten ähnlich wird; und weshalb hinwiederum dieser, wenn er doch keine Körperstoffe mehr für Sexualzwecke zu verschwenden braucht, nicht zu üppigerer Entfaltung, subtilerer Ausprägung seiner akzidentalen Geschlechtsmerkmale neigt, sondern sie im Gegenteile verschrumpfen und verkümmern läßt? Es liegen allerdings Beobachtungen vor, wonach das Prachtkleid der Fasanenhähne nach Kastration an Glanz und Schönheit zunimmt; aber dem steht bei anderen Tieren eine Unzahl konträrer Beobachtungen gegenüber.

Wir haben endlich vorhin den unvermeidlichen Schluß gezogen, daß der Materialverbrauch des Männchens steigen muß, wenn eine Überzahl von Weibchen begattet werden soll. Und wir vermochten allerdings eine Anzahl von Tierarten aufzuzählen, bei denen unter solchen Bedingungen äußere Kennzeichen der Männlichkeit nicht vorhanden sind. Ihnen steht aber eine große Reihe anderer in Vielweiberei lebender Spezies gegenüber, deren Männchen gerade umgekehrt den größten Reichtum an Kennzeichen ihres Geschlechtes aufweisen, einen Reichtum, wie er kaum anderswo in gleichem Ausmaße wiedergefunden wird. Dies ist der Fall bei vielen Hühnervögeln, den Straußen, horn- und geweihtragenden Wiederkäuern, Robben und Affen. Die Tatsache wird noch weit auffallender, wenn man z. B. innerhalb der Hühnervögel die polygamen Arten, wie Pfau und Fasan, vergleicht mit monogamen Arten, wie Rebhuhn und Perlhuhn; oder innerhalb der Hirsche den Edelhirsch, wo nur das Männchen, mit dem Renntier, wo beide Geschlechter ein Geweih

tragen; oder unter den Affen den polygamen Mantelpavian und Dschelada mit den monogamen Anthropomorphen.

Daß die Materialüberschußhypothese eine sogenannte „Koffertheorie" ist, in die man nämlich, wenn man nur will, alles hineinpacken kann, geht u. a. auch daraus hervor, daß *Friedenthal* gerade mit Hinblick auf die polygamen Männchen die entgegengesetzte, physiologisch einleuchtendere Erklärung geben konnte (1908, S. 79): „... Eine gewisse Proportionalität zwischen dem Grad der Ausbildung des Terminalhaares und dem Grad der Beanspruchung der Hodenfunktion ist vorhanden. Ebenso wie bei den polygam lebenden Tierarten die Ausbildung der sekundären Geschlechtsverschiedenheiten eine unvergleichlich größere zu sein pflegt als bei monogam lebenden Tierarten, entsprechend der stärkeren Inanspruchnahme der Hodenfunktion bei ersteren, so können wir auch beim Menschen einen Parallelismus zwischen Inanspruchnahme der Hodenfunktion und Terminalhaarausbildung feststellen. Frühzeitige Anregung des Hodenstoffwechsels durch vorzeitigen Geschlechtsverkehr oder Onanie führt auch zur vorzeitigen Ausbildung von Barthaar und sonstigem Terminalhaar. Herabminderung des Hodenstoffwechsels durch Erschöpfung wird sogleich durch Minderung der Terminalhaarbildung angezeigt." Die Hypothese vom Materialüberschuß des Männchens erscheint dadurch in eine Hypothese vom Materialmehrverbrauch des Männchens umgewandelt. Ähnlich urteilt *Gräfin v. Linden* (1904), nur läßt sie den energischeren Stoffwechsel des Männchens nicht von einem bestimmten Organ abhängen, dem Hoden, sondern betrachtet ihn als allgemeine Eigenschaft des männlichen Körpers. *Ohler* hinwiederum begründet unter Beibringung zahlreicher Literaturnachweise die Ansicht, daß die Entstehung des Vogelhochzeitskleides auf den Ausfall der Geschlechtstätigkeit zurückzuführen ist, indem in der Ruhezeit das Mehr an Nährmaterial den äußeren Teilen zugute kommt.

Angesichts der starken Ausbildung äußerer Geschlechtsattribute gerade bei polygamen Männchen gäbe es nur einen Ausweg, um die Materialüberschußhypothese in Anbetracht des hier stattfindenden Materialmehrverbrauches noch zu halten: die *Darwin*sche natürliche Zuchtwahl, insbesondere die sexuelle Zuchtwahl (*Darwin* 1875). In ihrem Lichte würde sich das Paradoxe an den eben mitgeteilten Tatsachen so verstehen lassen: eben weil jedes Männchen der betreffenden Arten wenigstens gegenwärtig eine Majorität von Weibchen für Befriedigung seiner sexuellen Bedürfnisse beansprucht, entbrennt bei polygamen Arten um die Weibchen ein heftigerer Wettbewerb zwischen den Männchen, als dies je bei monogamen Arten der Fall sein könnte. Und die besonders hervorstechenden Sexualattribute solcher Männchen sind dann das Resultat einerseits dieses Wettbewerbes unter ihnen, indem nur die stärksten Geweihe, Hörner und Hauer zum Siege, daher zum Besitze der Weibchen und zur Weiterzeugung der genannten stärksten Waffen gelangen; andrerseits aber auch das Resultat einer Wahl seitens der Weibchen, indem

sie nur Männchen mit schönsten Federn, Haarbüscheln, Lappen und Farben als Führer annehmen.

Was zunächst den Wettbewerb der Männchen anbelangt, den Kampf der Nebenbuhler untereinander, so ist er vor allem daran gebunden, daß auch wirklich eine Mehrzahl von Männchen vorhanden ist. Es braucht keine absolute, sondern darf bei polygamen Tieren eine relative Überzahl sein. Raufen sich bei Polyandrie mehrere Männchen um ein Weibchen, so raufen sich natürlich bei Polygamie mehrere Männchen um eine ganze Anzahl von Weibchen. Aber auch dieser Forderung wird, wenn wir das ganze Tierreich überblicken, relativ selten entsprochen. Hier hilft sich dann zwar die Hypothese mit Annahme einer in früheren Epochen bestandenen Überzahl von Männchen, deren Berechtigung aber selbstredend durch nichts zu erweisen und auch von vornherein nicht plausibel ist. Es ist ferner ein Sieg der nach Umfang größten, nach ihrem Bau kompliziertesten Waffe durchaus kein unbestrittener. Allgemeine Geschicklichkeit und Kraft oder besondere Muskelstärke eines ganz außerhalb der Geschlechtsmerkmale stehenden Körperteiles können natürlich ebenfalls zur Überwältigung des Gegners führen. Bei den Hirschen ist direkt beobachtet, daß jüngere Böcke mit schwächerem Geweih über ältere Böcke mit stärkerem Geweih oft triumphieren; ja sogar, daß Böcke ohne Geweih — eine beim Edelhirsch nicht gerade seltene Anomalie — sich zu Tyrannen über ein ganzes Revier aufschwangen. Ferner ist nachgewiesen, daß das Geweih, wenn es ein gewisses Ausmaß der Größe und des Gewichtes überschritten hat, eine geradezu unzweckmäßige Bildung darstellt. Die Böcke mit den schwersten Geweihen sind dann, wie ebenfalls durch direkte Beobachtung ermittelt wurde, auf der Flucht immer die letzten; mühsam keuchen sie hinter dem Rudel einher, schier zusammenbrechend unter ihrer Last. Paläontologische Befunde sprechen dafür, daß übermäßige Größe und Schwere des Geweihes für eine Reihe fossiler Cerviden, beispielsweise den Torfhirsch, sogar die Ursache ihres Aussterbens gegeben habe. Nun können aber, der allgemeinen Annahme zur Folge, nur die nützlichen, nicht die schädlichen Merkmale durch Selektion gesteigert werden.

Was die Auswahl unter den Männchen seitens der Weibchen anbelangt, die eigentliche sexuelle Zuchtwahl *Darwins*, so rechnet sie natürlich wieder mit einer absoluten oder relativen, heute oder ehemals bestehenden Überzahl von Männchen, unter denen die Weibchen wählen können oder konnten. Die sexuelle Zuchtwahl findet daher schon einmal keine Anwendung auf die Majorität der Fälle mit konstant gleicher Zahl beider Geschlechter oder mit einer Überzahl von Weibchen. Dann aber sprechen die schwersten Argumente dagegen, daß seitens der Weibchen im allgemeinen überhaupt eine Wahl ausgeübt wird. In besonderen Fällen und bei intelligenten Tieren mag solches zutreffen; eine allgemeine Erscheinung, deren Verbreitung sich mindestens mit dem Vorkommen männlicher Schau- und sonstiger Lockapparate deckt, ist es sicher nicht.

Sehr häufig wird das Weibchen vom Männchen einfach vergewaltigt, ohne daß es auch nur die Möglichkeit einer Wahl hätte, auch wenn es gescheit genug wäre, sie auszuüben. Eher findet also umgekehrt eine Wahl der Weibchen seitens der Männchen statt. Zahlreiche Fische, beispielsweise der Makropode, jagen, beißen und töten allenfalls die ihnen nicht genehmen Weibchen und suchen sich das ihnen passend dünkende aus, welches sie verschonen. Beim Blatthornkäfer Xylotrupes gideon ist beobachtet, daß die Weibchen zwischen großen und kleinen Männchen keinen Unterschied machen. Nachtfalterweibchen, welche die Schmetterlingssammler zum Anlocken der zugehörigen Männchen aussetzen, lassen das erste anfliegende Männchen ihrer Art zur Begattung zu und treffen keinerlei Auswahl. Viele Tagfaltermännchen, wie der Feuervogel (Polyommatus), Schiller- und Aurorafalter, kommen gewöhnlich erst in abgeflogenem, unscheinbarem Zustand zur Begattung. Pfauenhennen zeigen sich der entfalteten Pracht des Hahnes gegenüber gleichgültig, sie fangen erst an, erregt zu werden, wenn ein beliebiger Hahn sie schon zu treten beginnt, also bereits auf ihrem Rücken sitzt und nicht mehr von ihnen gesehen werden kann. Birkhennen stehlen sich mit jungen Männchen hinweg, die sich angesichts der alten Kämpen nicht auf den Kampf- und Balzplatz wagen; Brunfthirsche treiben Schmaltiere, während Alttiere sich von ganz jungen Hirschen begatten lassen. Daß die Männchen fremder Arten und Abarten nicht zugelassen werden, hat wohl mit sexueller Auswahl wenig zu schaffen und ist nichts als ein besonderer Ausdruck der physiologischen Isolierung, in der die Arten und scharf unterschiedenen Rassen im allgemeinen gegenüber anderen Arten und nicht zu nahe verwandten Rassen dazustehen pflegen. Es hat also keine Bedeutung für Ausbildung akzidentaler Geschlechtsmerkmale, wenn z. B. das Weibchen des Bärenspinners Callimorpha dominula die Männchen der var. persona nicht zuläßt; wenn man ferner zur Erzielung von Schmetterlingsbastarden immer ein Männchen der eigenen Art oder dessen Duftorgane in der Nähe haben muß; wenn man der Pferdestute, damit sie sich vom Eselhengst decken läßt, zuerst einen Pferdehengst vorführen oder das artungleiche Pärchen von Kindheit zusammen aufziehen muß, damit Gewöhnung an den artfremden Geruch erfolge. Hierher gehört doch wohl auch der von *Forel* mitgeteilte Fall einer Pfauenhenne, die dem neu hinzugekommenen, einzigen Pfauenhahn des Hühnerhofes beim ersten Anblick selbst außerhalb der Brunftzeit unverhohlenes Wohlgefallen bezeugte. Vorgänge bei der Begattung des Wurzelspinners (Hepialus hectus) sind so gedeutet worden, als ob hier eine instinktive Wahl durch das Weibchen stattfinde: die Männchen fliegen, jedes an einer beschränkten Stelle nicht hoch über dem Erdboden, hin und her und entfalten ihr Duftorgan; wo mehrere Männchen nebeneinander pendeln, kann man beobachten, wie ein Weibchen, vom Duft gelockt, anfliegt, das eine Männchen aber nach kurzer Annäherung läßt und mit dem anderen zur Begattung davonfliegt. Ob darin mehr als ein Zufall zu sehen ist, wage ich nicht zu entscheiden. Auch die Grillen- und Froschweibchen

suchen die Männchen auf, durch deren Musik angelockt; ob sie dabei aber der schöneren Musik lieber folgen und dadurch zur selektiven Steigerung der Artikulation und Melodie Veranlassung geben, darüber wissen wir nichts. Eher könnte jedenfalls die Schallkraft entscheiden und daher durch Zuchtwahl gesteigert werden, wenn man sich nicht denken müßte, daß es hier mindestens ebensooft darauf ankommt, ob ein Männchen zufällig gerade näher sitzt, als daß es eine stärkere Stimme hat. Endlich werden die phonetischen Äußerungen der Grillen, Zirpen, Laub- und Wasserfrösche, Singvögel, die für das Auge berechneten Zieraten der Paradiesvögel, Büffelweber und Seidenstare, wenn sie ohne Weibchen im Käfig gehalten werden, das Radschlagen des Pfaues, das Kollern, Erröten und Erblauen des Truthuhnes, die Kriegsspiele der Kampfläufer und Hähne ohne Beziehung zu sexuellen Zwecken beinahe noch häufiger als beim Werben um Weibchen ausgeübt, infolge anderer Erregungen oder zum bloßen Vergnügen, aus Lebenslust und Kraftüberschuß. All jene Merkmale und Fähigkeiten können daher schon rein funktionell eine Steigerung erfahren und bedürfen dazu nicht erst der langsamen Zuchtwahl. Dasselbe ist der Fall bei Tieren, die in finsterer Nacht dem Paarungsgeschäft obliegen, doch aber gerade dann, wie ich unter entsprechenden Beleuchtungskautelen beim Flußbarsch (Perca) zeigte (*Kammerer* 1907 c, S. 518), die prunkendsten Hochzeitsfarben entfalten, eben als physiologische Begleiterscheinung gesteigerter Lebensenergie. Ein hübsches Beispiel dieser Art führt *Friedenthal* (1908, S. 87) an: da die Geschmacksrichtung der Frauen Nordamerikas nach bartlosen Männern geht, werden diese veranlaßt, sich zu rasieren; dadurch wird der Hautstoffwechsel gefördert, der Bart daher immer stärker. Also das Gegenteil von dem, was die Zuchtwahl will, wird erreicht. Auch bei den Spinnen zeigt laut *Montgomery* (1910b) das Männchen seine Reize nicht deshalb dem Weibchen, weil dieses wählen soll, sondern ganz einfach, weil es unruhig ist, „da zugleich Wunsch und Furcht es erfüllen".

Da verschiedene Anhänger der Zuchtwahllehre sich dieser Schwächen, welche ganz besonders der sexuellen Auslese anhaften, wohl bewußt waren, kam es zur Aufstellung von Ergänzungshypothesen, unter welchen ich die „Einschüchterungshypothese" von *K. Günther* (1905) erwähne. In seinem Buche „Der Kampf um das Weib in Tier- und Menschenentwicklung" (1908) begründet *Günther* die Anschauung, daß die von *Darwin* als Lockmittel für die Weibchen bzw. als sexuelle Reizmittel gedeuteten, besonders körperlichen Merkmale der Männchen sich besser als Einschüchterungsmittel gegenüber den Nebenbuhlern deuten lassen. Viele dieser Eigentümlichkeiten — starke Mähne, Geweih(?), Stimme, auffällige Feder- und Schuppenentwicklung, glänzende Färbung — stellen nicht eigentlich wirksame Schutz- und Angriffswaffen dar, lassen aber den Träger größer oder leistungsfähiger erscheinen und können so zur Einschüchterung minder gut ausgestatteter Rivalen beitragen. *Günther* weist darauf hin, wie bei Naturvölkern der Kriegsschmuck und das Kriegsgeheul ebenfalls vielfach nur vom Gesichtspunkt einer beabsichtigten oder unbeabsichtigten Einschüchterung

des Feindes zu verstehen sei, und wie auch die Uniformierung der Soldaten bei Völkern höherer Kulturentwicklung noch Züge ähnlicher Art erkennen lasse. Die von *Günther* vorgebrachte Anschauung enthält zweifellos richtige und brauchbare Gedanken, ist aber ebenso ungeeignet, wie die sexuelle Auslese *Darwins* in ihrem ursprünglichen Gewande, alles zu erklären.

Es gibt aber einen Grund, welcher die Entstehung der Geschlechtsmerkmale auf dem Wege der Zuchtwahl, der ja auch für Realisierung der *Günther*schen Einschüchterungshypothese beschritten werden müßte, von vornherein unmöglich macht. Dieser ausschließende Grund ist ganz einfach die völlige Unwirksamkeit der Zuchtwahl überhaupt in produktiver, positiver Hinsicht. Die Zuchtwahl oder Auslese des Passendsten ist zweifellos höchst wichtig in negativem Sinne, indem sie durch Vermittlung des Kampfes ums Dasein das Unzweckmäßige und Minderwertige ausmerzt. Aber damit ist noch lange nicht die Steigerung oder gar Hervorrufung des Zweckmäßigen gleichbedeutend. *Darwin* selbst hat der Selektion keinen anderen Wert als den einer rastlosen Elimination und dadurch bedingten Isolation des Übrigbleibenden, hat die positiven, progressiven Wirkungen immer der Außenwelt, der direkten und funktionellen Anpassung, zugeschrieben. Es ist heutzutage ein eitles Beginnen, sich in bezug auf die Zuchtwahl in Vermutungen und Erwägungen zu ergehen. Es gibt genügend Experimente, welche mit aller nur wünschenswerten Exaktheit zeigen, das Zuchtwahl das Niveau einer Art oder eines Merkmales nicht wirklich zu verschieben vermag. Insbesondere die rasch berühmt gewordenen, mehrfach an anderen Objekten bestätigten Experimente von *Johannsen* an Bohnen und Gerste haben gezeigt, daß man durch Selektion zwar innerhalb eines Pflanzenbestandes, einer Bevölkerung, Population oder Phänotypus, die von ihm so genannten reinen Linien oder Biotypen isolieren, Minima und Maxima scheiden kann; aber es ist nicht möglich, jene selbe Population nur durch Selektion über den Rahmen ihrer bereits gegebenen Variationsbreite hinauszuführen. Es ist also z. B. nicht möglich, eine Art noch größer zu bekommen, als es die vereinzelten Riesen dieser Art ohnehin schon sind. Man kann die Riesen isolieren und allein fortzüchten, kann dadurch die Population, in der die Riesen wegen ihrer Seltenheit nicht auffielen, zu einer ausschließlich riesenhaften machen, aber man kann nicht vorhandene Riesenformen keinesfalls durch Auslese der größten herauszüchten, man kann sie nicht schaffen. Damit die Grenze bisheriger Variationsbreite überschritten werde, muß der Anstoß zur Variation von anderswoher kommen als von der Selektion, zumeist wohl aus der Umwelt.

Kurze Zusammenfassung der Resultate vergleichender Erklärungsversuche:

1. Alle Hypothesen, welche die Entstehung der genitalen und akzidentalen Geschlechtsunterschiede durch sexuelle Zuchtwahl erklären wollen

(ästhetische Auswahl des einen Geschlechtes, meist des männlichen, durch das andere — *Darwin*; Einschüchterung im Kampf der Rivalen, meist der männlichen, untereinander — *Günther*), können in extensiver (Zahl der Fälle) wie intensiver Hinsicht (Grad der Ausbildung) nur sehr beschränkte Gültigkeit beanspruchen, weil ihre Voraussetzungen:

a) Überzahl des einen (meist männlichen) Geschlechtes,
b) tatsächlich aus irgend welchen Gründen ausgeübte Wahl,
c) Überlegenheit des stärker geprägten Sexuszeichens in dieser Wahl oder beim Kampfe der Nebenbuhler,
d) positive Wirkung der Selektion überhaupt

nur in sehr geringem Maße oder gar nicht zutreffen.

2. All jene Hypothesen aber, welche die Entstehung der genitalen und akzidentalen Geschlechtsunterschiede durch spezifische Geschlechtssubstanzen oder nervöse Stimuli oder beides erklären wollen, sei es, daß diese Auslösungsfaktoren von den Keimzellen ihren Ausgang nehmen (formative Reize — *Herbst*, innere Sekretion von Hormonen — *Cunningham*, *Biedl*), sei es, daß sie auch unabhängig von Gonaden im geschlechtlich differenzierten Körper vorhanden sind *(Smith)*, können nur in gradueller Hinsicht (Quantität der Ausbildung), nicht auch in prinzipieller Hinsicht (Qualität der Ausbildung) Gültigkeit beanspruchen, weil die betreffenden Geschlechtsunterschiede auch bei Mangel an Keimdrüsen oder Anwesenheit der heterologen Keimdrüse vorhanden sind (Ausnahmen, z. B. Geweih, sind scheinbar, die Anlage ist gegeben, sogar in beiden Geschlechtern), nur meist in schwächerem Ausbildungszustand.

3. Die Erklärung, daß die akzidentalen Geschlechtscharaktere der Männchen durch deren Stoffersparnis beim Geschlechtsakt ermöglicht werden, wird widerlegt

a) durch das Fehlen männlicher Attribute, wo die Ersparnis besonders groß sein müßte (Ebenbürtigkeit der Geschlechter in Zahl und Größe, sowie Polyandrie);
b) durch das Vorhandensein von männlichen Attributen ganz besonders dort, wo statt der Ersparnis ein dezidierter Mehrverbrauch des Männchens zutrifft (Polygamie);
c) die üppige Entfaltung der männlichen Sexuszeichen läßt sich diesfalls weit eher verstehen durch die physiologische Erfahrung, daß deren Ausprägung in gleicher Richtung anwächst wie der Gonadenstoffwechsel, also sich bei Mehrverbrauch steigern muß, nicht bei Wenigerverbrauch;
d) durch die Fettentwicklung des Weibchens und des männlichen Kastraten statt, wie es die in Rede stehende Theorie forderte, durch noch stärkere Ausbildung anderer Reserve- und Überschußbildungen bei dem letzteren.

4. Die erstmalige Entstehung der genitalen und extragenitalen Geschlechtsunterschiede wird durch keine der mit vergleichenden Methoden

abgeleiteten Hypothesen aufgeklärt. Das deskriptive Tatsachenmaterial beweist nur soviel, daß diese Geschlechtsunterschiede einem protektiven Einfluß seitens der Keimdrüsen unterliegen (*Halban* 1903). Über die Gültigkeit der weiteren Hypothese *Halbans* betreffs identischen Einflusses der heterologen Keimdrüse läßt sich auf Grund des deskriptiven Materials noch keine Entscheidung treffen.

5. Jedenfalls gestattet aber bereits die vergleichende Behandlung des deskriptiven Materials nebstbei auch den Schluß, daß die funktionellen Verschiedenheiten der männlichen und weiblichen Keimzellen aus ihren Trägern funktionell verschiedene Individuen machen, die sich den Lebensbedingungen gegenüber abweichend einstellen; letztere müssen deshalb auf das männliche Geschlecht anders einwirken als auf das weibliche und erzeugen teils direkt, teils durch Vermittlung funktioneller Reflexe divergierende Anpassungen oder doch Änderungen der spezifischen, bis dahin sexuell indifferenten Merkmale. Diese Merkmale würden dadurch zu Geschlechtsunterschieden. Ihre Herkunft wäre demnach keine andere als die, welche im vorigen Kapitel bereits für die essentialen Geschlechtsunterschiede wahrscheinlich gemacht wurde.

Da immerhin auf solchen Wegen die beweisende Erklärung für das Entstehen der Geschlechtsverschiedenheiten nicht zu gewinnen war, blieb nur noch ein anderer Weg übrig: das analytische Experiment. Es ist der Weg, den nunmehr endlich auch wir selbst betreten wollen. Die in den Ausdrücken „primäre“ und „sekundäre“ Geschlechtscharaktere sich aussprechende Vermutung, daß die Geschlechtsunterschiede kausal der Qualität erzeugter Keimzellen unterstellt sind, und daß also von den Gonaden auf dem Wege des Blutstromes oder der Nervenbahn oder beiden formative Reize ausgehen auf andere Organe, diese vom deskriptiven Befundmaterial ja recht naheliegende Vermutung diente dabei als erste Arbeitshypothese.

Das Wesen des analytischen Experimentes besteht zu einem Teile darin, Einflüsse auszuschalten, die man für maßgebend hält, und nun abzuwarten, ob demzufolge auch die angenommenen Wirkungen aufhören. In unserem Falle stellen die Sekrete und sekretorischen Nerven der Keimdrüsen jene angenommene Ursache, die sogenannten sekundären Sexualcharaktere die Wirkung dar. Folgerichtig war, wenn man die Ursache ausschließen wollte, Entfernung der Keimdrüse, des Ovariums bzw. des Hodens notwendig. Man bezeichnet diese Entfernung als

IV. Kastration

und unterscheidet eine eigentliche, operative Kastration oder Kastration s. str. schlechtweg, wenn sie mit mechanischen Mitteln, meist durch Ausschneiden oder Ausbrennen, zuweilen durch Zerquetschen oder durch strahlende Energie (Röntgenstrahlen) bewirkt wurde; ferner als senile

Kastration den spontanen Schwund des Organes im Alter, weiters die kongenitale Kastration den angeborenen Mangel an Keimdrüsen, beim Mann auch Anorchismus[1]) oder, wenn die Testikel vorhanden, nur abnorm klein (bei Säugetieren nicht im Scrotum und daher schwer auffindbar) sind, als Kryptorchismus bezeichnet; endlich die pathologische (degenerative) Kastration, bei welcher die Keimdrüsen durch Krankheit verschwinden. Ein spezieller Fall der letzteren bildet die im Tierreich nicht seltene parasitäre Kastration, die Aufzehrung der Gonaden durch Schmarotzer, aus welcher namentlich *Giard, G. Smith, Potts* und *Wheeler* sehr interessante Resultate entnommen haben. So wertvolle Beobachtungen all diese verschiedenen Formen des Gonadenmangels liefern können, die zuverlässigsten sind doch diejenigen der operativen Kastration.

Dabei besitzen die zur Heilung von Krankheit oder aus religiösem Fanatismus oder aus Rücksicht auf gewisse Berufsarten, wie den der Haremswächter vorgenommenen Testikelentfernungen beim Menschen beinahe den Wert von planmäßigen Experimenten, wofern nämlich alle Einzelheiten, Zeitpunkt usw. der Operation bekannt sind und Röntgendurchleuchtung oder postmortale Sektion die wirkliche, vollständige Entfernung der Testikel erwiesen hat. Während der Mensch sonst als Experimentiermaterial unantastbar zu sein pflegt und wir bezüglich seiner auf den Analogieschluß vom Tierreich her oder auf statische oder historische Ersatzmethoden mit all ihren Fehlerquellen angewiesen sind, ist hinsichtlich der Kastration die Chirurgie und ausnahmsweise einmal sogar der fanatische Glaubenseifer, allerdings unfreiwillig, der Wissenschaft zu Hilfe gekommen.

Bei Darstellung der Kastrationsfolgen werden wir uns nicht auf diejenigen Erscheinungen beschränken, welche an den übrigen Geschlechtsmerkmalen auftreten, sondern unser Augenmerk auch auf Veränderungen solcher Körperteile lenken, die nicht zu den Geschlechtsmerkmalen gerechnet werden. In der Tat nämlich bleibt kaum irgend ein Organ nach Entfernung der Gonaden unverändert. Das alte lateinische Sprichwort: „Propter uterum solum mulier est quod est“ *(Helmont)* und das etwas modernisierte „Propter ovarium solum mulier est, quod est“ *(Chérau)* besteht eben nicht zu Recht. Das Geschlecht wird nicht durch die Keimdrüse allein bestimmt, sondern ist ein Somageschlecht (*Möbius* 1903). Wie ja eigentlich schon aus den neuen Resultaten über sexuelle Determinierung hervorgeht, ist jede Zelle von Anfang an geschlechtlich abgestempelt. So schreibt auch *Nußbaum* (1906 d), die Geschlechtscharaktere seien nur der sinnfälligste Ausdruck des Geschlechtes, das in Wahrheit den ganzen Körper erfüllt. *Adler* sucht sogar nachzuweisen, daß jede beliebige Organminderwertigkeit auf eine solche des Sexualapparates hindeute.

[1]) Die bisher beschriebenen Fälle von Anorchismus (Aplasie des Hodens) beim Menschen halten nach *Tandler* und *Grosz* (1910 a, siehe daselbst die betreffende Literatur) einer wissenschaftlichen Kritik nicht stand und scheiden für uns aus.



Ich spreche zunächst ausschließlich von **männlichen, menschlichen** Kastraten und beschreibe Kastrationsveränderungen an denjenigen Organen, welche mit den Keimdrüsen zusammen einen einheitlich funktionierenden Apparat bilden, also an den genitalen subsidiären Organen. Die Zusammenstellungen von *Rieger, Hegar, Frick, Möbius* (1906), *Halban*, *Nußbaum* (1905 a), *Biedl* und *Marshall* (1910) erleichtern mir dabei wesentlich die Kompilation, welche immer noch eine recht schwierige bleibt, wenn das gewaltige und verworrene Tatsachenmaterial nur einigermaßen geordnet werden soll. Vollständigkeit wird dabei nicht angestrebt werden können; es entspricht auch wohl besser der Tendenz der „Fortschritte der naturwissenschaftlichen Forschung“, wenn mehr die neueren Arbeiten und vor allem, ob alt oder neu, solche in den Vordergrund gerückt werden, welche zur Problemlösung etwas Prinzipielles beitragen.

Verhältnismäßig häufig sind Skopzen untersucht worden, russische Kastraten, die sich aus religiöser Überspanntheit selbst kastrieren oder kastrieren lassen. Viele von ihnen sind, da die Sekte der Skopzen in Rußland verboten ist, nach Rumänien ausgewandert. Die Eunuchen des Orientes und am kaiserlichen Hofe von Peking, die Kojahs in Südindien, ferner die Sopranisten des Vatikanes waren für wissenschaftliche Untersuchungen viel seltener zu haben. *Gruber* fand bei einem 25jährigen Skopzen die Vorsteherdrüse oder Prostata klein, die Vesicula prostatica auffallend groß, die Samenblasen oder Vesicae seminales statt mit Sperma mit einer schleimigen Flüssigkeit erfüllt und ebenfalls klein, die Vasa deferentia in der Entwicklung zurückgeblieben. *Bilharz* hat vier ganz Kastrierte (zwei Erwachsene, zwei Knaben) nach dem Tode untersuchen können. Er fand in der Gegend der Symphyse einen vortretenden narbigen Wulst, in dessen Mitte die verengte Harnröhre mündete. Die Prostata war wie bei Knaben, die Samenblasen glichen denen 10jähriger Knaben, die Samenleiter waren dünn, ihre Enden offen; es bestanden Reste der Corpora cavernosa und der Musculi bulbocavernosi und ischiocavernosi, und zwar waren diese Teile bei den Leichen der Erwachsenen größer als bei denen der Knaben, mußten sich also nach der Operation noch vergrößert haben. *Godard* beschreibt einen weiteren Kastraten: die Harnröhrenöffnung war sehr eng und eine gewöhnliche Sonde konnte nur mit Mühe eingeführt werden, Prostata und Samenblasen glichen denen eines Kindes. *Delbet* sah die Prostata schwinden, auch wenn die Kastration erst im reifen Alter vorgenommen worden war. Auch Ausschneiden der Samenkanäle bewirkt Verkleinerung der Prostata, aber weniger stark als Totalentfernung des Hodens. Einseitige Kastration bewirkt einseitigen Prostataschwund, und zwar auf der operierten Seite. Doch ist dies nicht allgemein der Fall, denn bei Anwendung der Hodenexstirpation zur Heilung der Prostatahypertrophie (*Ramm*, zit. nach *Biedl* 1910, S. 346) ist man von der einseitigen Operation wegen ihrer zu geringen Wirkung ziemlich abgekommen, ebenso wie von der Unterbindung oder Resektion des Vas deferens (siehe auch *Wallace*).

Bei einer Eunuchenleiche, die *Tandler* und *Grosz* (1909) beschrieben haben, war die Prostata flach, ihr Lobus inferior bildet eine ganz dünne Substanzbrücke zwischen den beiden seitlichen Prostatalappen, welche seitwärts und aufwärts nicht deutlich abgrenzbar sind. Musculi ischio-cavernosi und der Musculus bulbo-cavernosus waren noch relativ gut entwickelt, was mit dem vorhin zitierten älteren Befunde von *Bilharz* gut übereinstimmt, wo sich diese Muskeln bei erwachsenen Frühkastraten noch vergrößert hatten. Der Bulbus war zweifellos kleiner als normal, unter den Musculi ischio-cavernosi gelegene Crura penis enthalten kein kavernöses Gewebe, an ihrer Stelle befindet sich ein fibröser Strang, an welchem keinerlei Gefäßlumina nachweisbar sind. Mikroskopische Untersuchung der Prostata ergibt vor allem eine ganz auffällige Armut an Drüsensubstanz, ohne daß es hierbei zu einer Hypertrophie der muskulären Elemente gekommen wäre. Die Ausführungsgänge der Prostata waren weit, von einem mehrzelligen Epithel ausgekleidet, nur in wenigen ist ein schwach eosingefärbter krümeliger Inhalt zu sehen. Der eigentliche sekretorische Abschnitt bleibt auf die peripheren Anteile der Drüse beschränkt. Zeichen sekretorischer Vorgänge sind fast nirgends auffindbar. *Cowper*sche Drüsen schienen zu fehlen. Das Vas deferens ist dünn, besitzt keinerlei ampulläre Erweiterung und zeigt nirgends Vereinfachung der Faltenbildung. Und während am normalen Organ das die Falten stützende Bindegewebsgerüst äußerst zart und lamellär ist, erweist es sich hier als breit und mächtig entwickelt. Die Vesiculae seminales des von *Tandler* und *Grosz* untersuchten Negereunuchen stellen kleine, wenig gebuchtete, mit höckeriger Oberfläche versehene Gebilde dar; der an ihnen erhobene histologische Befund ist dem am Vas deferens ähnlich. Auch hier weitgehende Vereinfachung der Faltenbildung. Histologische Untersuchung der Kastratenprostata, aus der hervorgeht, daß auch das voll entwickelte Organ noch Rückbildung erfährt, verdanken wir ferner *Athanasow*. *C. Wallace* konstatierte, daß präpuberale Kastration die Entwicklung der Prostata verhindert, während einseitige Kastration, Resektion des Vas deferens, Aufhebung der Spermabildung und Gefäßdurchschneidung wirkungslos bleibt.

Hinsichtlich des Penis hat man solche Kastraten zu unterscheiden, an denen das „große Siegel“ durchgeführt worden, d. h. denen das gesamte Genitale inklusive des Gliedes weggeschnitten worden ist, und solche mit dem „kleinen Siegel“, denen nur die Testikel allein entfernt wurden. Die Totalentfernung bietet nur insoferne Interesse, als durch die Retraktion des Narbengewebes die zurückgebliebenen Reste des Scrotums ein vulvaförmiges Aussehen und dadurch oberflächliche Ähnlichkeit mit dem weiblichen Genitale gewinnen. Selbstverständlich ist diese Ähnlichkeit eine rein äußerliche und hat mit dem Wesen des weiblichen Genitales gar nichts zu tun. Ungenaue Betrachtung derartiger Bildungen hat aber oft schon zu der in solchen Fällen irrtümlichen Meinung verleitet, als sei mit Entfernung der männlichen Geschlechtsdrüse eine Annäherung der Geschlechtsmerkmale an den weiblichen Typus verbunden.

Ist der Penis belassen worden, so bleibt er bei Frühkastraten, d. h. solchen, die vor Eintritt ihrer Pubertät kastriert worden sind, kindlich klein, auch bei Spätkastraten verkleinert er sich, obwohl dieser Prozeß oft geraume Zeit ausbleiben kann. Es scheint, daß eine weitgehende Schrumpfung des Gliedes durch seine Funktion als Urinableitungsweg behindert ist, und daß bei Spätkastraten vorzugsweise nur die Schwellkörper atrophieren. *Tandler* und *Grosz* (1908a, 1910a) konstatierten an den von ihnen untersuchten Skopzen, daß der Penis in seiner Entwicklung stark zurückgeblieben sei, daß er nach Form und Größe demjenigen eines Kindes gleiche.

Die Vita sexualis erlischt nicht bei allen Kastraten vollständig. Die Übereinstimmung mit der Anschauung, daß das Geschlecht universell-somatisch, nicht bloß keimplasmatisch festgelegt sei, beobachtet man, daß der cerebral bedingte Geschlechtstrieb fortbesteht, auch wenn der germinal bedingte nicht mehr existieren kann. Ein im Alter von 20 Jahren kastrierter Skopze versicherte *Tandler* und *Grosz* (1910a), daß er täglich den Koitus ausübe und daß dabei nach kurzdauernder Erektion und schnell eintretendem Orgasmus ein spärliches und dünnflüssiges Ejakulat produziert werde. Ein anderer Skopze bekam während der Untersuchung eine deutliche Erektion. Auch zahlreiche historische Angaben stimmen damit überein, daß die Kastration durchaus nicht regelmäßig den Abschluß der sexuellen Betätigung und wenigstens das „kleine Siegel" auch nicht die Unfähigkeit zur Ausübung des Beischlafes bedinge. Von Kastraten mit dem „großen Siegel" wird Befriedigung ihres cerebralen Geschlechtstriebes auf unnatürliche Art von *Matignon* berichtet, und ein in der Kindheit verschnittener 40jähriger Ägypter zeigte nach *Marie* Wahnideen erotischen Inhaltes.

Zu den genitalen subsidiären Organen gehört noch die Brustdrüse. Es liegen mehrere Berichte vor, wonach eine abnorme Vergrößerung der Brustdrüse bei männlichen Kastraten, sogenannte Gynäkomastie, zwar nicht notwendige und regelmäßige, aber auch nicht gerade seltene Kastrationsfolge sei. Als Fälle, die wirklich etwas bieten, möchte ich nur jene ansehen, wo ausdrücklich Vergrößerung der Drüse und Warze und ihres Hofes, nicht aber überhaupt Vergrößerung der Brust angegeben wird. Denn da sich bei Kastraten vielfach abnorm starke Wucherung des Unterhautfettgewebes einstellt, wovon wir noch genauer hören werden, so ist schon dadurch ein stärkeres Vorspringen der Brüste mitbedingt, ohne daß eine qualitative Änderung des Gewebes stattgefunden hat. Hierher gehört z. B. der von *Foges* (1908) untersuchte Fall. *Lereboullet* beschreibt einen ganz männlich gebildeten Jüngling, der als Folgekrankheit von Mumps eine Hodenentzündung durchzumachen hatte, welche mit Atrophie der Hoden endigte. „Verlangen und Vermögen hörten auf." Die Brüste, deren männliche Beschaffenheit vorher festgestellt worden war, schwollen an, nach 4 Monaten waren die Drüsenlappen deutlich zu fühlen, die Warze war erektil und blaue Venennetze durchzogen die Haut. Bart war nicht vorhanden, die Schamhaare waren reichlich. „*Coffin* untersuchte einen 26jährigen Mann,



dem die Hoden infolge syphilitischer Hodenentzündung zu Bohnengröße verschrumpft waren. Erektionen waren darauf nicht mehr vorgekommen, das Glied glich dem eines 6—8jährigen Knaben, weiße Haut, lange Kopfhaare, kein Bart, hohe Stimme, runde Formen, wenig Kraft und entwickelte Brüste erinnerten an eine Frau. Vorher war es ein kräftiger Bursche mit buschigem Bart, großem Penis und großen Hoden gewesen.“ Weitere Fälle haben *Cloquet* (zit. nach *Lereboullet*), *Bertherand* (zit. nach *Lereboullet*), *Gubler* und *Rendu* gesehen, *Gaillet* (zit. nach *Laurent*) sogar Kolostrumabsonderung aus der Brustdrüse nach Abtragung der Hoden. Die Brustgegend wölbte sich wie bei einem geschlechtsreif werdenden Mädchen, und es fand sich eine wohlentwickelte Warze mit braunem, leicht behaarten Hofe ein. *Laurent* hat die Fälle von Gynäkomastie gesammelt und verarbeitet und gibt eine Reihe weiterer Beispiele, wo infolge einer erworbenen Atrophie oder Verstümmelung der Hoden, z. B. durch Orchitis parotica etc., Weiberbrüste an den betreffenden Männern entstanden sein sollen. Besonders wichtig scheint mir ein Fall, wo (S. 49) nach Kontusion des Thorax Gynäkomastie und darauf folgende Atrophie der Hoden eingetreten sei. *Lacassagne* beobachtete die Erscheinung auch an einer bloß linkseitigen traumatischen Orchitis, die Fälle von *Gaillet* beziehen sich gleichfalls nur auf einseitige Kastration. Diese Fälle machen es einigermaßen verdächtig, daß die Gynäkomastie sich auch ohne Kastration eingestellt hätte, daß diesbezüglich von Haus aus eine hermaphroditische Anlage bestand; denn sonst verhalten sich einseitig Kastrierte entweder wie normale, gar nicht kastrierte Individuen, namentlich wenn der zurückgebliebene Hoden die Erscheinung der kompensatorischen Hypertrophie zeigt, oder die Folgeerscheinungen bleiben auf eine Körperseite beschränkt. Noch wäre, in bezug auf Brustveränderung infolge männlicher Kastration, der äußerst merkwürdigen Erfahrungen von *Hammond* an Pueblo-Indianern in Neumexiko, den Nachkommen der alten Azteken, zu gedenken. Sie züchten sich sogenannte Mujaderes, eine Kaste verkümmerter Männer, die sich den Weibern zugesellen und in jeder Beziehung weibliches Wesen, Kleidung und Beschäftigung annehmen. Die Kastration wird nicht durch Verschneidung, sondern durch Hervorbringung paralytischer Impotenz bewirkt. *Hammond* konnte zwei Mujaderes untersuchen. Die Schamhaare fehlten, der Penis war ganz klein, das Scrotum schlaff, hängend, der Hoden auf ein Minimum geschrumpft und auf Druck kaum mehr empfindlich. Die Mammae waren groß wie bei einer Trächtigen, und ein Mujadero versicherte, er habe schon mehrere Kinder, deren Mütter gestorben waren, gesäugt. Es entzieht sich meinem Urteil, inwieweit diese Angaben einer wissenschaftlichen Kritik standhalten; a priori von der Hand zu weisen sind sie jedenfalls nicht, zumal, wie gesagt, wenigstens Kolostrumabsonderung, also eine Vorstufe der Milchsekretion, auch sonst beobachtet wurde. Es ist nur die Frage, ob die Erscheinungen der Gynäkomastie wirklich mit dem operativen oder pathologischen Schwund der Männlichkeit in Beziehung gebracht werden dürfen, und inwieweit nicht pseudohermaphroditische Anlage präexistiert.



Von den genitalen subsidiären Geschlechtsmerkmalen gehen wir jetzt über zu den extragenitalen. Hier wäre die Behaarung, und zwar vor allem diejenige der Regio pubis, zunächstliegend. Schon in den bisherigen Feststellungen waren Angaben mit unterlaufen, wonach die Schamhaare, besonders bei Frühkastraten, fehlen, bei Spätkastraten ausfallen, dünn, kurz, weich und spärlich werden. Ihnen stehen andere Fälle gegenüber, welche von reichlicher Schambehaarung sprechen, die aber hinsichtlich ihrer Begrenzungen weiblichen Typus aufweist. Da die modernsten Angaben, welche diesbezüglich existieren, diejenigen von *Tandler* und *Grosz*, sich ebenfalls im letzteren Sinne äußern, ist ein Zweifel an ihrer Zuverlässigkeit vollkommen ausgeschlossen. Doch sind sie auch nicht weiter verwunderlich, da die bleibende Terminalbehaarung des reifen Weibes der des 15jährigen Jünglings gleich ist, es sich also auch hier nur um ein Stehenbleiben, nicht um ein Überschlagen in einen ganz fremden Typus handelt. „Die Regio pubis", sagen genannte Autoren (1910 a), „ist spärlich behaart, ganz charakteristisch ist die Abgrenzung der Behaarung gegen die Unterbauchregion. Während beim normalen Manne die obere Haargrenze, nabelwärts sich fortsetzend, spitz zuläuft, ist beim Skopzen — ähnlich wie bei der Frau — die Haargrenze eine horizontal verlaufende." Damit stimmen auch ältere Beobachter überein. *Bilharz* fand die Schamhaare bei seinen schwarzen Eunuchen wie bei Weibern, insbesondere war die Umgebung des Afters haarlos. Ebenso sah *Gruber* bei seinem alten Eunuchen Schamhaare „in einer ähnlichen örtlichen Ausbreitung wie bei dem Weibe".

Außer in der Schambehaarung sprechen sich namentlich noch in der Kopf- und Gesichtsbehaarung extragenitale Geschlechtsunterschiede aus. Bei der Kopfbehaarung ist nach *Friedenthal* (1908) nicht so sehr der Längenunterschied maßgebend, da überall, wo Männer unverschnittenes Haar tragen, dieses in keiner Weise hinter dem Haupthaar des Weibes zurücksteht; als vielmehr der schwächere Haarwuchs, das zeitigere und stärkere Ausfallen der Haare auf der Kopfhaut im höheren Alter des Mannes. Für Kastraten wird nun aber von allen Autoren, welche diesem Punkte überhaupt Aufmerksamkeit schenken, übereinstimmend hervorgehoben, daß sie dichten und gut wachsenden Haarwuchs zeitlebens behalten. „Das Haupthaar ist gewöhnlich dicht", sagen *Tandler* und *Grosz* (1910 a) von ihren rumänischen Skopzen. „Das Kopfhaar ist reichlich", sagt *Möbius* (1906), „und seit Aristoteles kehrt mehrfach die Angabe wieder, Kastraten würden nicht kahlköpfig." „Sollte das richtig sein", fügt *Möbius* hinzu, „so würde es die Meinung bestärken, daß die männliche Kahlköpfigkeit korrelative Beziehung zum Bartwachstume habe."

Damit sind wir bei der Gesichtsbehaarung angelangt. Die Augenbrauen fanden *Tandler* und *Grosz* (1910 a) bei Skopzen gut ausgebildet. Niemals aber sahen sie an alten Skopzen jene buschigen Brauen, die man sonst bei älteren Männern häufig antrifft.

Hinsichtlich derjenigen Gesichtsbehaarung, welche man gemeinhin als „Bart" zusammenfaßt und die sich über Wangen, Kinn, Lippen und Hals

erstrecken kann, muß man abermals, wie schon bei früheren Gelegenheiten, zwischen Früh- und Spätkastraten unterscheiden. Nur Kastration im reifsten und im Greisenalter vermag das Bartwachstum ganz unverändert zu lassen. In früheren Lebensaltern Verschnittene bekommen entweder keinen Bart oder, wenn sie schon einen solchen hatten, finden sich zwischen gänzlichem und teilweisem nachträglichen Haarausfall sämtliche Übergänge. Nach *Pelikan* werden die Barthaare dünner und kürzer. *Riegers* Unfallkastrat, der die Hoden mit 21 Jahren verloren hatte, zeigte sehr dürftigen Bartwuchs. *Lereboullets* und *Coffins* schon früher, gelegentlich der Brüsteentwicklung, erwähnte Patienten hatten keinen Bart, ja dieser hatte seinen starken Bart nach der Erkrankung gänzlich verloren. *Godard* sagt, daß denen, welche die Hoden nach der Pubertät verlieren, der ganze Bart ausfallen könne, und nach Lord *Macartney* (zit. nach *Lereboullet*) verlieren die in China als Erwachsene Verschnittenen den Bart. Sehr bemerkenswert ist wieder die Angabe von *Tandler* und *Grosz* von den Skopzen (1910 a): „Das Gesicht ist in der Regel bartlos, an der Wange und Oberlippe ist eine geringgradige Entwicklung von Lanugohaaren bemerkbar. An den seitlichen Teilen der Oberlippe und am Kinn beobachtet man manchmal einzelne längere Haare. Auffällig ist, daß alte Skopzen eine ziemlich ausgeprägte Bartentwicklung am Kinn und oberhalb der Mundwinkel aufwiesen, während die mittlere Partie der Oberlippe, die Unterkinngegend, die Backe und die obere Halsregion, die sonst bei Männern reichlichen Bartwuchs zeigen, unbehaart waren. Die beobachtete Bartbildung entspricht nach ihrer Lokalisation und Beschaffenheit am meisten jener, welche bei alten Frauen häufig auftritt."

Die Behaarung der Achselhöhle liefert keine besonderen Geschlechtsunterschiede, abgesehen von demjenigen Unterschied, welcher der Gesamtbehaarung gemeinsam ist: das spätere, selten ganz ausbleibende Auftreten bei der Frau. Laut *Pelikan* kommen die Achselhaare nach frühzeitiger Kastration des Mannes nicht zur Entwicklung oder es entstehen statt der derben Haare des Normalen nur weiche Flaumhaare. Gleiches gilt für die Brusthaare. Spärliche Achselhaare waren bei den von *Tandler* und *Grosz* (1910 a) untersuchten Skopzen regelmäßig nachweisbar. Der ganze Körperstamm hingegen und das Perineum waren vollständig haarlos; auch an den unteren Extremitäten, vor allem an den Unterschenkeln, fehlen die Haare. Nur am Vorder- und am Oberarme wurde bei zwei Skopzen leichte Behaarung bemerkt.

Nicht minder beträchtlich als die Veränderungen der Haare, als die Hautprodukte, sind die Veränderungen der Haut selbst. Hier befinden sich die Angaben der Autoren, der älteren wie der neuesten, in schönster Übereinstimmung. „Wiederholt wird angegeben", sagt *Möbius* (1906), „daß die Haut der Eunuchen blaß und faltig sei, daß ihr Gesicht früh etwas Greisenhaftes bekomme." *Mathieu Paris* (zit. nach *Möbius* 1906) vergleicht die Physiognomie maurischer Sklaven mit alten Masken. *Tournés* sagt von Negereunuchen: Ihr Gesicht ist bald mager, trocken, in die Länge gezogen,

bald dick, schwerfällig, stumpf. *Pelikan* sagt, der ganze Körper habe ein welkes und gedunsenes Aussehen, das Gesicht werde gelblich, leblos, sehe zu jung oder zu alt aus. „Die Haut gewinnt eine besondere Geschmeidigkeit und Blässe.“ *Merschejewsky* (zit. nach *Pelikan*) sagt: „Die blaßgelbe Haut verliert ganz ihre Elastizität und ist welk, gerunzelt, infolgedessen auch das Gesicht des Skopzen, obwohl unbehaart, dennoch leblos, abgelebt, greisenhaft erscheint. Der Skopze, aus der Ferne gesehen, hat ein jugendliches Aussehen, besieht man ihn aber in der Nähe, so wird man in seinem Gesichte leicht Falten entdecken. Eine Ausnahme bilden nur fettleibige Skopzen, deren Gesicht gedunsen, hyperämisch erscheint.“ Hier schließen sich die ebenfalls an Skopzen angestellten Beobachtungen von *Tandler* und *Grosz* (1910a) an: „Die Haut ist blaß, pigmentarm. Die Falten treten schon in relativ frühem Lebensalter auf und entsprechen in ihrer vollen Ausprägung nicht nur solchen, die im Gesichte alter Leute gemäß den mimischen Bewegungen zur Entwicklung kommen, sondern sie sind auch an anderen Partien der Gesichtshaut stark ausgeprägt. Die Haut des Stammes ist blaß, wachsartig, pigmentarm, auch bei dunkelhaarigen Personen.“ *Mojon* (zit. nach *Becker* 1898) nennt das Gesicht der Eunuchen welk, fahl, gelblich. *Burckhardt* (zit. nach *Becker*) sagt, das Gesicht sei fast ohne Fleisch, skelettartig. *Brehm* (zit. nach *Becker*) schildert einen alten Eunuchen als „scheußlich, fette, aufgedunsene, glänzende und bartlose Wangen, der ganze Kopf eine schwammige Fettmasse“.

Mit den soeben geschilderten Eindrücken, welche die Haut der Kastraten auf den Beobachter hervorruft, steht in engstem Zusammenhang die Fettentwicklung im Unterhautbindegewebe. Zunächst scheint es, als ob diesbezüglich keinerlei Gesetzmäßigkeit bestünde, denn die einen Autoren bezeichnen die Kastraten als besonders fettleibig, andere als besonders hager, und nicht wenige äußern sich ausdrücklich dahin, daß es sowohl exzessiv dicke als auch exzessiv magere Kastraten gebe. *Tournés, Bilharz* u. a. weisen darauf hin, daß durchaus nicht alle Haremswächter dick sind. In Ägypten scheinen die mageren, in Rußland die fetten Kastraten vorzuherrschen. Diese scheinbaren Widersprüche haben zuerst *Möbius* (1906) zu der Auslegung veranlaßt, die Fettleibigkeit sei keine direkte Wirkung der Kastration, sondern nur indirekte Wirkung des Wegfalles geschlechtlicher Erregungen. „Ein Mann wie der überaus fleißige, ein wechselvolles Leben führende berühmte Gelehrte *Origines*“, sagt *Möbius*, „kann kein Fett ansetzen, ein stumpfsinniger Haremswächter hat mehr Gelegenheit dazu. Ein auf dem Felde arbeitender Skopze und ein Theatersopranist sind auch in verschiedener Lage. Auch das wird das Fettwerden vieler Eunuchen fördern, daß sie, um einen Ersatz für die Liebesfreuden zu haben, der Fresserei huldigen.“ Diese Deutungen haben gewiß ihr Richtiges, und wir kommen gelegentlich Besprechung der Kastrationswirkung auf den Gesamtstoffwechsel nochmals darauf zurück; dennoch ist der erhöhte Fettansatz nach Kastration gesetzmäßige Folge. Hierüber verschaffen uns wiederum die Untersuchungen von *Tandler*

und *Grosz* (1910 a) am besten Klarheit, da sie sowohl dicke als auch magere Skopzen gesehen und festgestellt haben, daß auch die letzteren an bestimmten Regionen erhöhten Fettansatz besitzen, so an der Unterbauchgegend, am Mons veneris, ad nates. Der müde, schläfrige Gesichtsausdruck, welcher dicken und mageren Skopzen gemeinsam ist, rührt von Fettwülsten her, die lateral an den oberen Augenlidern eingelagert sind. Beim Typus der dicken Skopzen fallen die stärksten Fettbestände an den Nates, Mammae, den Trochanteren und Cristae iliacae auf. Bauch und Schamberg haben natürlich auch hier zusammenhängende ausgedehnte Fettpolster unter der Haut.

Die Veränderungen der Muskulatur bestehen allgemein in Schwächung und Verzärtelung. *Pelikan* sagt: „Unterhautfettgewebe und Muskulatur werden schlaff; in vorgerücktem Alter werden bei den Kastraten gewöhnlich ein großer Leib, dicke Beine, ödematöse Füße beobachtet und ihr Gang wird beschwerlich, hinfällig.“ „Viel ist damit nicht zu machen“, sagt *Möbius* dazu. Der Negereunuch, den *Tandler* und *Grosz* (1909) untersuchten, war sehr schwach in der Muskulatur. Für die Skopzen (1910 a) und Eunuchoide (1910 b), das sind Menschen mit angeborener Kleinheit der Testikel, haben genannte Autoren wiederholt den schwerfälligen, eigentümlich watschelnden Gang hervorgehoben, sowie die Genu valgum-Stellung der Beine, im ganzen schlaffe Haltung, wie sie sich bei Verringerung des Muskeltonus einstellt. „Die Öffnung der Augenlidspalte geschieht unter Zuhilfenahme der Stirnhaut, die hierbei stark gerunzelt wird; die Augenbrauen werden in die Höhe gezogen und dadurch bekommt das Gesicht den Ausdruck der Verwunderung“ (1910 a).

Über das Verhalten der Drüsen, besonders der innersekretorischen Drüsen ohne Ausführungsgang, ist erst in neuester Zeit Genaueres, obschon lange noch nicht Genügendes bekannt geworden. An älteren Angaben findet sich eigentlich nur die von *Gruber*, der bei einem alten Eunuchen die Schilddrüse sehr klein fand. *Tandler* und *Grosz'* (1909) Negereunuch besaß ebenfalls eine auffällig kleine Glandula thyreoidea, deren rechter Lappen größer war als der linke, mit parenchymatösem Isthmus. Das Gewicht betrug 13 *g* gegenüber zirka 46 *g* beim normalen Erwachsenen. Auch für die Skopzen (1910 a) haben *Tandler* und *Grosz* konstatiert, daß die Thyreoidea, die doch sonst beiderseits unterhalb des Kehlkopfes ganz leicht zu tasten ist, wegen ihrer Kleinheit von außen schwer oder gar nicht gefunden werden kann, besonders schwer die Lappen, besser der Isthmus. Ähnliches gilt für die Männer mit nicht entfernten, aber hypoplastischen Testikeln, die Eunuchoiden (1910 b). Die als Kropf bekannte pathologische Vergrößerung der Schilddrüse kommt hier überhaupt nicht vor.

Bezüglich des Briesels oder der Thymusdrüse, welche bekanntlich nach der Pubertät verschwindet, fanden *Tandler* und *Grosz* an echten Kastraten (1910 a) wie an Eunuchoiden (1910 b), daß sie länger persistiert als normal. Auf Röntgenogrammen erwachsener kastrierter oder im Ge-

nitale hypoplastischer Personen sieht man einen der Thymus entsprechenden Schatten. Wir werden noch von Tierversuchen hören, wo sich ebenfalls die Persistenz, ja Vergrößerung der Thymusdrüse herausstellte.

Die Epiphyse oder Zirbeldrüse soll bei Unterentwicklung des Genitales parallel verkleinert, bei Frühentwicklung aber nach *Marburg* und *v. Frankl-Hochwart* umgekehrt bisweilen pathologisch vergrößert sein und dann durch ihre das Fettwachstum anregende innersekretorische Tätigkeit zur Fettsucht Veranlassung geben.

Die Hypophyse ist bei allen Kastraten deutlich vergrößert, nach *Tandler* und *Grosz* (1910b) wahrscheinlich auch bei den Eunuchoiden, wo sich dies mit Hilfe der Röntgenmethode nicht nachweisen ließ und in einem Obduktionsfalle wenigstens makroskopisch keine Vergrößerung zu sehen, das Objekt aber zu mikroskopischer Untersuchung schon zu sehr mazeriert war. Die Tatsache der Hypophysenvergrößerung nach Kastration oder sonstiger Außerfunktionsetzung der Gonaden ist zuerst wohl von *Tandler* und *Grosz* sowie von *Cimoroni* gefunden, dann von *Intaka Kon* an einem größeren Materiale, auch von kastrierten Frauen, bestätigt worden. *Intaka Kon* stellte fest, daß Kastratenhypophysen um 1—5 *g* schwerer und wegen Hypertrophie der chromophilen Zellen in allen Dimensionen um einige Millimeter größer sind. Dementsprechend ist auch die Hypophysengrube am Schädel deutlich vertieft. Zwischen Hypophyse und Gonade besteht eine innersekretorische Wechselwirkung, so zwar, daß die inneren Sekrete dieser beiden Drüsen einander gegenseitig in der Entwicklung hemmen. Bei Ausfall der Gonaden erfolgt übermäßiges Wachstum der Hypophyse, bei Exstirpation erkrankter Hypophysen können laut Operationen von *Hochenegg, v. Eiselsberg* und *v. Frankl-Hochwart* die damit verbundenen genitalen Störungen verschwinden. Die Wechselwirkung äußert sich ferner in den fördernden oder hemmenden Wachstumseinflüssen, welche Hypophyse und Gonade anderen Organen und Geweben zusenden. Im allgemeinen ist die Gonade das hemmende, den Stillstand des Wachstums herbeiführende, die Hypophyse das eigentliche Wachstumsorgan. Die regionäre oder allgemeine übermäßige Fettentwicklung des Kastraten, von der wir in letzter Vorlesung gehört haben, sowie das übermäßige Längenwachstum der meisten Kastraten, von dem wir gelegentlich der Kastrationsfolgen am Skelett sogleich noch mehr hören werden, sind das Werk der Hypophyse, welche diese ihre wachstumsbefördernde Tätigkeit nach Fortfall der Gonaden erst so recht ausüben kann. *Tandler* und *Grosz* (1910b) beschreiben eine Reihe von Fällen von hypophysärer Fettsucht bei Ausfall oder Hypoplasie oder krankhafter Störung des Genitales. Hypophysenexstirpation führt zu Veränderungen des Genitales, Hypophysenimplantation bewirkt nach *A. Exner* Fettansatz. *Crowe, Cushing* und *Homans* fanden, daß erwachsene Hunde bei teilweiser Entfernung des Vorderlappens der Hypophyse ein hypoplastisches Genitale bekamen, dieselbe Operation an jungen, noch nicht geschlechtsreifen Hunden bewirkte dauernden Infantilismus.

Was das übrige Gehirn betrifft, so scheint das Großhirn der Kastraten etwas weniger umfangreich zu sein als das der normalen Menschen im Zusammenhang mit dem Kleinerbleiben der Schädelhöhle, welches in scheinbarem Gegensatze steht zum sonstigen übermäßigen Längenwachstum der Knochen. Das Kleinhirn oder Cerebellum erfährt nach *Gall* bei kastrierten Personen, und zwar Früh- wie Spätkastraten, eine auffällige Verkleinerung um etwa ein Drittel; bei einseitiger Kastration verkleinerte sich angeblich wegen der Nervenkreuzung im verlängerten Marke die der Operationsseite entgegengesetzte Kleinhirnhemisphäre. *Galls* Behauptungen haben eine heftige Polemik hervorgerufen. *Rieger* hat ihn sehr scharf angegriffen, *Möbius* (1900, 1906) ebenso scharf verteidigt. Die ganze Angelegenheit ist aber seit ihrer Publikation durch *Gall* kaum um einen Schritt weitergekommen. *Tandler* und *Grosz* (1909) hatten Gelegenheit, das Gehirn eines Negereunuchen zu untersuchen. Sie fanden nichts Besonderes und sehen deshalb von genauerer Beschreibung ab; für das Cerebellum heben sie jedoch hervor, daß die von *Gall* und *Möbius* behauptete Verkleinerung nicht zutraf.

Zu den bekanntesten Kastrationsfolgen, weil sie sich der Umgebung durch Veränderung der Stimme am meisten bemerklich machen, gehören diejenigen des Kehlkopfes. Die Kastration bewirkt, daß der Kehlkopf nicht ordentlich weiterwächst, so daß auch der kleinere Kehlkopf des Kastraten am Halse weniger hervortritt als der sogenannte Adamsapfel des unverschnittenen Mannes. Und da die Stimme desto tiefer ist, je größer der Kehlkopf, so klingt die Kastratenstimme hoch. „Der kastrierte Knabe“, sagt *Möbius* (1906), „bekommt nicht, wie der gesunde Knabe, zur Zeit der Reifung eine tiefe Stimme.“ Von den Skopzen in Bukarest, welche meist dem Kutscherberufe angehören, berichteten *Tandler* und *Grosz* (1910 a): „Ihre Unterhaltungen auf dem Standplatze geschehen in der Regel in leisem Tone, so daß man ihre Stimme nur zu hören bekommt, wenn sie auf der Fahrt die Pferde anrufen oder die Passanten warnen. Es ist eine relativ hohe, in ihren Tonlagen schwankende Stimme, die an die eines mutierenden Kindes erinnert.“ An anderer Stelle derselben Abhandlung heißt es: „Die Kastratenstimme schwankt in Tonhöhe und Timbre, sie hört sich an wie die eines mutierenden Knaben. Im Alter wird sie etwas tiefer. Wir haben Gelegenheit genommen, Stimmaufnahmen sprechender und singender Skopzen zu machen, welche im hiesigen Phonogrammarchiv der Kais. Akademie der Wissenschaften deponiert sind.“ *Debrosse* (zitiert nach *E. Félix*) beschreibt die italienischen Diskantsänger folgendermaßen: „Die Sopranisten werden meist dick und fett wie Kapaunen, mit Hüften, Armen, Hälsen wie Weiber. Man ist erstaunt, wenn man sie in Gesellschaft trifft, aus diesen Kolossen eine Kinderstimme kommen zu hören. Manche sind recht nett, die meisten sehr eitel und sehr gesucht von den Damen. Sie haben beim Singen einen langen Atem. An ihre Stimme muß man sich erst gewöhnen, sie hat ein Timbre wie das der Chorknaben, nur ist sie viel lauter, hat dabei immer etwas Hartes, Trockenes, ist aber brillant,

leicht, stark und von großem Umfange. Wenn die Operation erst zwischen dem 14. und dem 20. Jahre gemacht worden ist, so sind die Kastraten weniger weibisch, ihre Stimme ist weicher. Wird nach dem 20. Jahre kastriert, so wird die Stimme rauh." *Möbius* (1906) betont noch, daß für die unerhörten künstlerischen Erfolge der kastrierten Sopranisten weniger die Stimmveränderungen als unmittelbare Kastrationsfolge, sondern mehr die Verbindung der Knabenstimme mit Kraft und Ausdauer des Erwachsenen, ferner das von anderen Dingen weniger abgelenkte reife Verständnis und lange Übung der geschulten Sänger maßgebend gewesen seien.

Postpuberale Kastration scheint die Stimme nicht wesentlich zu verändern. *Burton* (zitiert nach *Möbius* 1906) hat in einem Falle eine grobe, dicke Stimme beobachtet. Es scheint hiernach, daß die Stimme des Kastraten ganz einfach, abgesehen von einer, wie erwähnt, durch *Tandler* und *Grosz* (1910 a) festgestellten. geringen Vertiefung im Alter, ungefähr so bleibt, wie sie zur Zeit der Kastration gewesen war: nach präpuberaler Kastration bleibt sie eine hohe Knabenstimme, fällt die Kastration in die Übergangszeit der Pubertät, so gleicht sie einer mutierenden Knabenstimme, geschieht die Operation noch später, so verändert sich auch die Männerstimme nicht mehr oder doch nicht mehr wesentlich.

Was den morphologischen Bau des Kastratenkehlkopfes anbelangt, so haben wir von älteren Beschreibungen die von *Dupuytren,* der zwei von ihm untersuchte Kehlköpfe um ein Drittel kleiner fand als den Kehlkopf eines Mannes gleichen Alters und gleicher Größe. *Gruber* fand etwa ein Viertel Unterschied und meint, der Kastratenkehlkopf stehe in der Mitte zwischen dem männlichen und dem weiblichen, die Stimmritze sei kleiner als beim Manne und größer als beim Weibe. *Gruber* sagt vom Kehlkopfe seines 65jährigen Kastraten: „Alle denselben konstituierenden Knorpel sind noch durchaus knorpelig, zeigen nirgends eine Spur von Knochen- oder Kalkablagerung." Solche Ablagerungen sollte man nämlich nach dem Alter erwarten. Auch am Zungenbeine fand *Gruber* Fehlen der Verknöcherung, denn die Verbindungen der Teile waren noch ganz knorpelig. Ähnliche Befunde hat *Mojon* (zitiert nach *Becker*) mitgeteilt. *Tandler* und *Grosz* (1909) beschreiben den Kehlkopf des von ihnen sezierten schwarzen Eunuchen wie folgt: „Der Kehlkopf ist auffällig klein, die Prominentia laryngea kaum angedeutet; an der Incisura laryngis beträgt die Höhe des Schildknorpels 13 *mm.* Die größte Höhe der Schildknorpelplatte beträgt, gemessen von der tiefsten Stelle der Incisura laryngea bis zum hinteren Rande, 30 *mm* statt 37 *mm* normal. Cornu superius kurz und plump, nirgends in der Cartilago thyreoideae auch nur die Spur einer Verknöcherung. Die beiden Laminae thyreoideae bilden untereinander einen stumpfen Winkel, ähnlich wie am kindlichen Kehlkopf. Die Cartilago cricoidea ist ebenfalls sehr klein, die Höhe der vorderen Spange in der Medianebene beträgt 6 *mm,* die der Ringknorpelplatte, ebenfalls in der Medianebene gemessen, 19 *mm* statt 21 *mm* normal. Auch die Cartilago cricoidea ist völlig knorpelig. Das Kehlkopfvolumen ist auffällig klein, die Länge des Ligamentum vocale beträgt

14 *mm.* Der größte Durchmesser der Kehlkopflichtung in der Höhe der Cartilago cricoidea mißt 13 *mm.* Im ganzen trägt der Kehlkopf keineswegs das Gepräge eines männlichen Kehlkopfes, angehörig einem erwachsenen Individuum, sondern gleicht vielmehr in Form und Dimensionen dem eines großen Kindes.“ Von den lebend untersuchten Skopzen sagen *Tandler* und *Grosz* (1910 a): „Entsprechend der relativ reichlichen Fettablagerung am Halse und dem Mangel der Prominentia laryngea ist der Hals der Skopzen wenig modelliert und zeigt eine kindliche Form. Die Cartilago thyreoidea entbehrt der Verknöcherung, wie die Betastung in jedem Falle deutlich lehrt.“ Vom Kehlkopfskelett der Eunuchoide sagen *Tandler* und *Grosz* (1910 b), daß es ebenso wie das der vollständigen Kastraten bis ins späte Alter knorpelig bleibt. „Die beiden Laminae thyreoideae schließen einen großen Winkel ein, die Prominentia laryngea fehlt, der Kehlkopf erinnert in seinen Dimensionen an den kindlichen. Die betreffenden Individuen haben eine hohe, unausgeglichene Stimme.“ Schon früher liegt die Angabe von *Stieda* vor, der für einen 36 Jahre alten Mann die Kleinheit des Kehlkopfes hervorhebt, dem im Alter von 15 Jahren durch einen Roheitsakt die Hoden zerquetscht wurden, aber, da sie bei der Untersuchung in Bohnengröße zu tasten waren, anscheinend teilweise regenerierten.

Es sind uns von körperlichen Veränderungen nur noch die des Knochenbaues übrig geblieben, welche sich bereits im Gesamthabitus, in Wachstum und Wuchsform der Kastraten am meisten aussprechen. Die Skelettveränderungen sind es, welche den Kastraten mehr noch als alle bisher beschriebenen Kastrationsfolgen schon von außen als solchen kennzeichnen, ohne daß es zunächst notwendig wäre, die Skelettbestandteile selbst zu untersuchen. „Fast überall da“, referiert *Möbius* (1906), „wo eine Beschreibung der Eunuchen gegeben wird, weist man auf ihre Größe hin.“ *Tournés* sagt: „Die meisten der vielen Eunuchen in Kairo sind lang, schlank und sehr mager. Arme und Beine, besonders die Beine sind von einer unvernünftigen Länge. Die Hände sind lang, trocken, nervös; die Finger erinnern an Affen. Der Rücken ist gebeugt, der Kopf zur Seite geneigt: sie haben etwas Greisenhaftes.“ *Shortt* beschreibt 3 Kojahs: der erste war 50 Jahre alt, sehr fett, wog 320 Pfund avoir dupois, maß 5 Fuß 8 Zoll, der zweite war fett, etwa 200 Pfund schwer, 5 Fuß 6 Zoll hoch; der dritte war über 50 Jahre alt, lang und mager, 6 Fuß hoch. Außerdem erwähnt er zwei afrikanische Eunuchen, von denen der eine nur mittelgroß und mager, aber dabei krank war. *Bilharz* spricht von lauter ungewöhnlich langen Gestalten mit schlechter Haltung. Die Skopzen sind nach *Merschejewsky* (zit. nach *Pelikan*) länger als die nichtkastrierten Männer. Nach den Zahlen in *Pelikans* Buche sind die Skopzen durchschnittlich um 3—4 *cm* länger als unversehrte Männer, und zwar ist besonders der Unterschenkel verlängert. Diese älteren Angaben werden durch die modernen Untersuchungen von *Launois* und *Roy,* sowie von *Pittard, Duckworth, Tandler* und *Grosz* vollkommen bestätigt: „Soweit unsere Messungen lehren und der allgemeine Eindruck maßgebend ist, den wir aus der Betrachtung zahlreicher

Skopzen gewinnen konnten, sind diese in der Mehrzahl große, vor allem aber langbeinige Menschen. So war der kleinste der von uns untersuchten Frühkastraten 173, der größte 190 *cm* lang. Im Vergleich mit der durchschnittlichen Länge der südrussischen Bevölkerung ergibt sich eine über das Mittelmaß hinausragende Körpergröße, die auf die Wirkung der Frühkastration zurückzuführen ist. Man sieht wohl hier und da auch relativ kleine Personen mit allen sonstigen Stigmaten des Kastratentums, doch dürfte es sich in den meisten dieser Fälle um Spätkastraten handeln. Das gesteigerte Längenwachstum betrifft speziell die Extremitäten. Dementsprechend übertrifft die Unterlänge um ein Bedeutendes die Oberlänge. Auch die oberen Extremitäten zeigen eine auffällige Verlängerung, die in den die Spannweite betreffenden Zahlen zum Ausdrucke gelangt. So konnten wir in unserem Falle III bei einer Körperlänge von 173½ *cm* eine Spannweite von 188 *cm*, im Falle IV bei einer Körperlänge von 184 *cm* eine Spannweite von 204 *cm* konstatieren" (1910a). Auch der Neger-Eunuch von *Tandler* und *Grosz* (1909) war ziemlich lang, nämlich 184 *cm*. Gleiches gilt endlich noch von den Eunuchoiden (1910b) mit hypoplastischem Genitale, von denen ebenfalls die meisten disproportionierten Hochwuchs zeigen und die durchschnittliche Länge normaler Personen der betreffenden Bevölkerung übertreffen. Denselben Effekt, besonders Hochbeinigkeit, bringt späte Reife mit sich, wogegen vorzeitige Reife mit Kurzbeinigkeit einhergeht. Deshalb ist bei den früher geschlechtsreif werdenden weiblichen Personen die Oberlänge bedeutender im Verhältnis zur Unterlänge. Ebenso ist die geringe Körperlänge der Südländer, sind die niedrigen Beine frühreif werdender Rassen und Arten bei den Tieren aufzufassen (*Tandler* 1910a „Äußere Erscheinung").

Die nächste Frage wäre daher wohl die: Welches ist die im Skelett gelegene Ursache, welche die Kastraten ihre normalen Stammesgenossen an Länge übertreffen läßt? — Ich betone ausdrücklich, daß wir jetzt nach der im Skelett gelegenen Ursache fragen, denn die letzte Ursache des übermäßigen Längenwuchses ist dort nicht zu finden. Sie geht vielmehr aus einem Ausspruche von *Tandler* (1910a, Äuß. Ersch.) hervor, wo er sagt: „Daß der Kastrat länger werden kann, verdankt er dem Ausfall der frühzeitigen Reife. Daß er aber länger wird, verdankt er wohl der Hypophyse." Der nach Ausfall der Keimdrüse unregulierten inneren Sekretion dieses Organes ist es aller Wahrscheinlichkeit nach zuzuschreiben, daß die Verknöcherung der knorpeligen Fugen, welche sich im Kindesalter zwischen Gelenkkörper und Schaft, zwischen Epiphyse und Diaphyse der Röhrenknochen befinden, ausbleibt. Der knöcherne Verschluß jener Fugen ist mit dem Abschlusse des Längenwachstums der Knochen und damit der ganzen Gestalt gleichbedeutend, wenn sie aber im Knorpelzustande verharren, so geht eben auch die Längenzunahme weiter ihren Gang. Das Offenbleiben der Epiphysenfugen wird denn auch fast überall angegeben, wo entweder das Skelett selbst zur Untersuchung gelangte oder der ganze Körper röntgenologisch durchleuchtet wurde. Nur der von *Tandler* und *Grosz* (1909) untersuchte Negereunuch, obwohl angeblich erst 28 Jahre alt, macht hier eine

teilweise Ausnahme. Sein graziler, in die Länge gestreckter Knochenbau hat zwar ganz den Typus des Kastraten; nichtsdestoweniger sind distale und proximale Epiphysenfuge des Femur, ebenso die Fugen an Tibia und Fibula bereits vollkommen geschlossen und verschwunden. Der Humerus dieses selben Skelettes zeigt an seinem proximalen Ende eine Epiphysenfuge, welche Caput und die beiden Tubercula in Form einer mehr oder minder gezackten Linie gegen den Schaft deutlich abgrenzt. Von dem zwischen dem Kopf und den beiden Höckern gelegenen Teil der Epiphysenfuge ist nichts mehr nachzuweisen. Die distalen Epiphysenfugen des Humerus sind restlos verschwunden. Die proximale Epiphysenfuge der Ulna ist verschwunden, die distale deutlich vorhanden. Am Radius läßt sich die proximale Fuge nicht mehr nachweisen, die distale ist deutlich erhalten. Weder an Metakarpalknochen noch an den Phalangen lassen sich Epiphysenfugen nachweisen. Hingegen wurde an zwei röntgenologisch untersuchten Skopzen (1910a) und an mehreren Eunuchoiden (1910b) die Persistenz der Epiphysenfugen von *Tandler* und *Grosz* nachgewiesen. Die nach der anderen Seite hin ergänzende Tatsache wird auch hier wieder von der Pubertas praecox geliefert, bei welcher frühzeitige Ossifikation mit Verschluß der Fugen stattfindet *(Neurath)*, ebenso wie bei Chlorose (*Tandler* 1910a „Äußere Erscheinung").

Besonderes Interesse konzentriert sich auch auf die Veränderungen des Beckens, weil hier Geschlechtsunterschiede ausgeprägt sind. Es wurde von *Ecker* behauptet, das Kastratenbecken gleiche in seiner Form dem weiblichen. *Becker* tritt dieser Ansicht entgegen, indem er auf die geringe Hüftbreite, die kleine Querspannung des vorderen Beckenhalbringes, die fehlende Erweiterung nach dem Ausgange hin aufmerksam macht. Beide von *Becker* untersuchten Negereunuchenbecken zeigten untereinander Verschiedenheiten und wichen entschieden von der Form des normalen Negerbeckens ab. Ähnlichkeit jedoch mit einem weiblichen Becken war nicht zu finden. Die Verknöcherung des Beckens ist stark zurückgeblieben. *Merschejewsky* (zit. nach *Pelikan*) hat Skopzenbecken am Lebenden untersucht und hebt die bedeutende Breitenentwicklung hervor. Es ist aber hier nicht ausgeschlossen, daß die starken Fettschichten die absoluten Zahlen etwas verändert haben. Die große Breite des Kastratenbeckens macht natürlich noch keine Ähnlichkeit mit dem weiblichen Becken aus: das Becken nimmt nur Teil an dem gesteigerten Knochenwachstum überhaupt. Am ausführlichsten ist wieder die Beckenbeschreibung des mehrfach erwähnten Negereunuchen von *Tandler* und *Grosz* (1909), der aber, abgesehen von der allgemeinen Grazilität, im Skelett Mehreres aufweist, was nicht gerade dem Typus des Kastraten entspricht. So ist auch sein Becken relativ klein, der Beckeneingang schwach queroval, platt, doch erfolgt die Verkürzung der queren Beckendurchmesser nach vorn ziemlich unvermittelt. Die weitere genaue Beschreibung gebe ich nicht, sondern nur die Zusammenfassung: „Nach der Konfiguration des Beckenausganges und des Angulus pubis handelt es sich um ein männliches Becken, wenngleich betont werden muß, daß das vorliegende Becken auch vom Typus des

männlichen Beckens Abweichungen darbietet, wie vor allem aus der Betrachtung des Beckeneinganges hervorgeht."

Deutliche Kastrationsfolgen verrät endlich auch der Schädel. Einige davon haben wir schon gelegentlich Besprechung der Kastrationsfolgen am Gehirn angedeutet. Da die Verknöcherung, also hier der Schluß der Schädelnähte, beim Kastraten überall verspätet eintritt, könnte man erwarten, daß der Schädel weiterwächst und sehr groß wird. Merkwürdigerweise ist aber gerade das Gegenteil hiervon der Fall. Der Kastratenkopf erscheint nicht nur klein im Verhältnis zur übernormalen Rumpf- und Extremitätenlänge, sondern er ist es auch absolut. Dies geht aus Messungen von *Ecker, Becker, Tandler* und *Grosz* zur Evidenz hervor. Doch ist der scheinbare Widerspruch leicht behoben: die Kastratenschädel, gleichviel ob von Menschen oder Tieren *(Poncet)*, sind im hohen Grade dolichocephal: also auch hier nur Steigerung des Längenwachstums bei Fehlen starker Massenentwicklung. *Tandler* und *Grosz* bemerken (1909) ausdrücklich: „Der Schädel ist im ganzen auffällig klein und kennzeichnet sich vor allem durch die mächtige Entwicklung seines Kieferapparates. Der Gesichtsschädel macht gerade wegen der starken Entwicklung des Unter- und Oberkiefers einen plumpen Eindruck. Der Arcus superciliaris ist ziemlich stark vorgewölbt und birgt einen relativ großen Sinus frontalis. Der Eingang zu den Orbitae ist verhältnismäßig klein, die Nasenwurzel tief gesattelt. Die beiden Nasenbeine sind sehr schmal, nach oben spitz zulaufend, wenig gewölbt und kurz. Das Hinterhaupt fällt ziemlich steil ab. Die dem Kleinhirn entsprechende Vorwölbung des Occiput fehlt fast gänzlich. Schwach ausgesprochene Linea nuchae superior, völliges Fehlen der Protuberantia occipitalis externa." Die Angabe, betreffend das Fehlen der dem Kleinhirn entsprechenden Verwölbung, ist deshalb sehr interessant, weil das Kleinhirn selbst an der nämlichen Leiche von normaler Größe gewesen war und weil *Gall,* wie ich schon gelegentlich der Gehirnbesprechung angeführt habe und mit engerem Bezug auf die Schädelknochen noch genauer zitieren werde, die an bezeichneter Stelle fehlende Außenwölbung stets mit erheblicher Verkleinerung des Cerebellum verknüpft sah. Auch innen am Schädel von *Tandler* und *Grosz'* Negereunuchen ist anscheinend wenig Platz für das in seiner Größe dennoch normal gebliebene Kleinhirn vorhanden: „Fast unmittelbar hinter dem Foramen occipitale steigt die Hinterhauptschuppe ziemlich steil aufwärts, so daß von dorsal gerichteten Foveae cerebellares nichts zu sehen ist."

Wie erwähnt, hat zuerst *Gall* die von anderen Autoren, namentlich *Rieger,* aufs heftigste bekämpfte Behauptung aufgestellt, daß beim Kastraten eine bestimmte Stelle des Schädels verändert sei, daß nämlich die Hinterhauptschuppe weniger gewölbt oder geradezu flach sei. „Wenn man am Hinterkopfe", so leitet *Möbius* (1906) das Finden des in Rede stehenden Merkmales ein, „den Vorsprung des Hinterhauptes (die Prominentia occipitalis) aufsucht, dann die Nackenmuskeln in ihrer Mittellinie bis zu ihrem Ansatze am Schädel verfolgt, so kann man sich leicht orientieren. Unter-

halb der Prominentia, rechts und links fühlt man eine kugelige Vorwölbung, die den beiden Hälften der Hinterhauptschuppe entspricht. Sind die Nackenmuskeln schwach, so kann man alle Formen leicht abtasten, sind die Nackenmuskeln stark, so fühlt man den Knochen weniger deutlich, aber immer ist doch die Beurteilung der Wölbung und Breite der Hinterhauptschuppe möglich. Der Wölbungsgrad wechselt bei den einzelnen Menschen sehr: manchmal glaubt man zwei Gänseeier zu fühlen, manchmal ist alles flach.“ *Galls* Lehre ist nun die, daß der Grad der Wölbung dem Grade des Geschlechtstriebes entspreche, daß bei geschlechtlich Gleichgültigen das Hinterhaupt wie bei Kindern beschaffen sei, daß bei Menschen mit starkem Geschlechtstriebe eine breite, starke Wölbung im Nacken zu finden sei. „Untersucht man“, sagt *Gall* wörtlich, „an den Schädeln von Menschen und von Tieren, die jung kastriert worden sind, die Stelle des Kleinhirns, so findet man sie wie geschrumpft; sie ist viel schmäler und von innen gesehen weniger ausgebuchtet, ja die anliegenden Schädelknochen sind dicker, weniger durchscheinend und unebener als bei Nichtkastrierten.“ „Immerhin“, fährt *Gall* an späterer Stelle fort, „scheinen die Folgen der Kastration nicht immer dieselben zu sein . . ., das Kleinhirn wird nicht immer so klein, als wenn seine Entwicklung in der Kindheit gehemmt worden wäre, aber es wird doch kleiner und flacher; auch die Vorwölbungen des Hinterhauptbeines, die schon stark ausgeprägt waren, werden niedriger und der Abstand zwischen den Warzenfortsätzen nimmt ab.“ *Möbius*, der leidenschaftliche Verteidiger *Galls*, bildet (1906) aus *Eckers* Abhandlung zwei Negereunuchenschädel ab, an denen *Ecker* selbst auf das Merkmal am Hinterhaupt nicht geachtet hatte, dazu den Schädel eines Nichtkastrierten, und findet, daß diese Bilder eher für als gegen die *Gall*sche Ansicht sprechen.

Indem wir nun wieder auf die genaue Beschreibung des Skelettes eines Negereunuchen von *Tandler* und *Grosz* (1909) zurückkommen, die wir nur verlassen hatten, um alles bisher Bekannte über die Wölbungen des Occipitale zu erledigen, haben wir noch einiges hinsichtlich der N ä h t e zu bemerken: „Die Sutura parieto-occipitalis steht sowohl rechts als links durch etwa $1^1/_2$ *cm* weit offen, von da an bis zur Mittellinie vollständig geschlossen, stellenweise auch nicht mehr in Spuren nachweisbar. Die Sutura sagittalis ist 1 *cm* hinter der Coronarnaht mit primärer Nahtzackung versehen und offen, von da ab bis an die Emissaria parietalia sind streckenweise noch Andeutungen der Naht nachzuweisen, von hier ab ist die Naht völlig verschwunden. Sutura coronaria der ganzen Länge nach offen, im mittleren Anteile sehr einfach gezackt. Sutura temporo-occipitalis vollkommen offen. Synchondrosis spheno-occipitalis verschwunden.“

In den bisherigen Schädelbeschreibungen, welche sich hauptsächlich auf Gesamtgröße, Verhältnis von Hirn- zum Gesichtsschädel, Hinterhauptregion des Schädeldaches und Nähte bezogen, waren schon ein paar Mal Andeutungen einiger weiterer Schädelmerkmale vorgekommen, welche für Charakterisierung des Kastratenschädels Wichtigkeit erlangen. Dies betrifft

am meisten den Margo superciliaris, den Augenbrauenwulst, weil man in seiner starken Entwicklung ein extragenitales Geschlechtsmerkmal des Mannes erblicken darf. *Tandler* und *Grosz* berichten nun sowohl von ihrem Negereunuchen (1909), als auch von ihren Skopzen (1910a) und Eunuchoiden (1910b), daß der Brauenwulst durchaus ebenso stark entwickelt ist wie derjenige des normalen Mannes. Hier haben wir also einen Geschlechtscharakter, welcher von der Keimdrüse vollkommen unabhängig bleibt. Dann ist erwähnenswert die starke Einsattelung der Nase. Bei den Skopzen waren *Tandler* und *Grosz* noch geneigt, die Konkavnase als Rasseneigentümlichkeit anzusehen, da sie sich aber in höchst beständiger Weise auch bei den Eunuchen und Eunuchoiden findet, muß doch eine Eigentümlichkeit des Mannes mit fehlendem oder hypoplastischem Genitalorgan darin erblickt werden. Die Zähne der Kastraten bleiben zufolge einer Feststellung von *Hikmet* und *Regnault* gut und weiß.

Endlich wäre noch eines Kennzeichens am Rumpfskelett zu gedenken: „die geringe Vorwärtskrümmung (Lordose) der Lendenwirbelsäule als ein dem kindlichen Organismus zugehöriges Merkmal, das mit der geringen Beckenneigung im Zusammenhange steht" (*Tandler* und *Grosz*, 1910a).

Die am menschlichen Manne beschriebenen, körperlichen Kastrationsfolgen sind hiermit, soweit sie prinzipielles Interesse beanspruchen, ziemlich erschöpft. Flüchtig wenigstens sehen wir uns auch noch nach den psychischen Folgen um. Soweit sie den Geschlechtstrieb betreffen, habe ich sie schon gelegentlich der Kastrationserscheinungen an den genitalen subsidiären Organen genügend berücksichtigt. Was die sonstigen seelischen Äußerungen betrifft, hat sich *Möbius* (1906) viele Mühe gegeben, umfangreiche historische Daten zu sammeln. Er gibt von einer Reihe von Kastraten relativ ausführliche biographische Notizen, besonders über berühmte Sänger, Gelehrte, Staatsmänner und Feldherren, welche Kastraten waren oder gewesen sein sollen. Schon mit Rücksicht auf diese letzte Einschränkung können wir ihm hierin nicht folgen, sondern ich referiere nur *Möbius*' Zusammenfassung und Bemerkungen von ein paar anderen Schriftstellern, soweit sie nicht wieder bloß den Sexualtrieb und die Geschlechtsbetätigung überhaupt betreffen. „Zu viel darf man aus den Lebensgeschichten der berühmten Kastraten nicht folgern. Es geht aus ihnen nur das hervor, daß die Kastration nicht immer die nachteiligen Wirkungen auf den Geisteszustand hat, die man ihr zuschreibt. Auch Frühkastrierte können klug, gut, energisch sein. Die bedeutendsten Erscheinungen freilich waren Spätkastrierte. Immerhin ist es bemerkenswert, daß die außerordentlichen Eigenschaften dieser Männer durch die Kastration nicht wesentlich verändert wurden. Aber man darf nicht schließen, weil die Kastration bei ihnen wenig änderte, ändert sie überhaupt nichts. Wenn einzelne geniale Naturen mit einem für ihre Zwecke so vorzüglich eingerichteten Gehirn versehen sind, daß sie durch keine Widerwärtigkeit abgedrängt werden, so wird man darum nicht annehmen, daß die Leistungsfähigkeit anderer Menschen durch die üblen Einflüsse nicht vermindert

werde. So ist es auch mit der Kastration." Im ganzen scheinen die Geistes- und sittlichen Kräfte der Kastraten geringer zu sein als die der unversehrten Bevölkerung. Sie sind in der Regel feig, entwickeln keine künstlerischen Regungen, wenn man von *Abälard,* einem Dichter, dessen Gedichte nicht auf unsere Tage kamen, und von den Sopranisten absieht, welche ja aber dem Virtuosentum und daher nicht der wahren Künstlerschaft zuzuweisen sind. *Tournés* betont die Eitelkeit, Habgier und Faulheit der Eunuchen. Freigewordene kehren nicht selten von selbst zum Haremsleben zurück. *Pelikan* nennt als häufige Eigenschaften der Skopzen: Selbstsucht, Schlauheit, Falschheit, Hinterlist, Habsucht. *Godard* nennt die Kastraten boshaft, fanatisch, neugierig, habgierig. Daß sie das Geld lieben und als Geschäftsleute tüchtig sind, wird wiederholt angegeben. Die von *Shortt* beobachteten Eunuchen (Kojahs) des Sultans Tippu waren als Geschäftsleute hochangesehen. Auch *Pelikan* rühmt die Skopzen als geschickte und erfolgreiche Händler. Manche rühmen die Eunuchen als anhänglich und kinderlieb. „Sie werden es wohl", bemerkt *Möbius* dazu, „nicht mehr und nicht weniger als andere Leute sein, wie denn überhaupt zwischen der Moralität und den Keimdrüsen engere Beziehungen nicht vorauszusetzen sind." *Hikmet* und *Regnault* berichten von den Eunuchen Konstantinopels, sie seien geizig, unlogisch, eigensinnig, haben kein selbständiges Urteil; sind nicht grausam, lieben Kinder und Tiere; sind treu in ihrer Zuneigung, aber haben keinen Mut. Ihre geistige Trägheit ist mit starkem Fanatismus und rascher Senilität gepaart. *Tandler* und *Grosz* (1910a) erzählen von den Skopzen, die sie in Rumäniens Hauptstadt kennen gelernt haben, und beklagen sich vor allem über die Schwierigkeiten, sie der Untersuchung geneigt zu machen: „Dazu kommt ihr geringer Bildungsgrad, der mit einer sehr ausgeprägten Scheu vor Ärzten, Spital u. dgl. einhergeht. Die meisten Skopzen sind Besitzer von zweispännigen Wagen und Lenker derselben, man begegnet ihnen auf Schritt und Tritt, sie gelten als sehr geschickte Kutscher, ihre Fahrzeuge fallen durch Sauberkeit und die Schönheit der Pferde ins Auge. Über ihre Körpergestalt, ihren Gang erhält man hier keine Auskunft, da sie — zum Unterschiede von den übrigen Kutschern — niemals vom Kutschbock heruntersteigen. Soweit unsere Erkundigungen reichen, bleibt das von ihnen durchschnittlich erreichte Lebensalter nicht nur nicht hinter dem normalen zurück, sondern sie gelten sogar als langlebig. Es erscheint dies plausibel, wenn man berücksichtigt, daß sie im allgemeinen den Alkohol meiden, nicht rauchen und auch sonst eine mäßige und hygienische Lebensweise führen. So haben sie beispielsweise die Gepflogenheit, häufig zu baden, wobei unentschieden bleiben soll, ob dies aus religiösen oder hygienischen Gründen geschieht."

Es verbleibt uns, bevor wir dieses Thema beschließen, nur noch ein Wort zu sagen übrig von den Geistesstörungen, welche mitunter im Gefolge der Kastration auftreten. *Möbius* (1906) präzisiert seine Auffassung dahin: „Krankhafte Geistesbeschaffenheit ist nicht selten Ursache der Kastration, dagegen ist es zweifelhaft, ob diese die Ursache jener sein

könne. Erst neuerdings hat *Millant* eine große Reihe von Fällen zusammengestellt, in denen sich Geisteskranke kastriert hatten. Ob man die religiösen Schwärmer für geisteskrank hält oder nicht, das kommt auf den Sinn des Wortes geisteskrank an. Auf jeden Fall hat *Pelikan* recht, wenn er in dem gewöhnlichen und bei gerichtlicher Anwendung üblichen Sinne des Wortes die Skopzen nicht für geisteskrank hält." Andrerseits steht es ganz fest, daß die Kastration auch selbst zur Ursache für geistige Erkrankungen zu werden vermag. Namentlich scheint häufig Melancholie aufzutreten, die nach den Erfahrungen von *Dupuytren, Demarquay*[1]) und *Vidal*[1]) zuweilen tödlich ist oder Selbstmord herbeiführt. *Lefranc*[1]) sagt geradezu: Verlust der Geschlechtsteile bewirkt unheilbare Melancholie. Wenn dies auch in solch allgemeiner Fassung sicherlich übertrieben ist, so wiederholen sich doch immer wieder klinische Erfahrungen, wo man abnormale Geisteszustände als Folge der zu Heilungszwecken vorgenommenen Kastration beobachtet. Kastration wird bisweilen wegen Tuberkulose oder wegen Prostatahypertrophie angewendet. Von sechs derartigen Kranken *Faulds*[1]) starben vier kurze Zeit nach Operation an „akuter Manie". Spätkastraten scheinen mehr zu verhängnisvollen Störungen ihres Intellektes zu neigen als Frühkastrierte, und aus demselben Grunde sind Geistesstörungen häufiger nach Kastration wegen Tuberkulose als wegen Prostatahypertrophie. Da, wie schon die ältesten Chirurgen wußten, psychopathische Erscheinungen mindestens ebensooft vorkommen, wenn die Hoden abgetragen wurden, als wenn nur Amputatio penis allein vollzogen worden war, so sind jene Folgeerscheinungen vielleicht nicht einmal direkte Operationsfolgen, sondern nur die Wirkung der rein intellektuellen Erschütterung des Gemütes, nur der Traurigkeit über den Verlust zuzuschreiben, wie denn auch nach anderen Operationen, Staarschnitt u. a. schwere Hysterie, Sinnestäuschungen und akute Erregungen aller Art vorkommen.

Mit den Kastrationsfolgen beim **menschlichen Weibe** werden wir sehr rasch fertig werden, weil die religiöse Kastration, wie bei den Skopzen, und die berufliche Kastration, wie bei den Eunuchen, offenbar schon wegen ihrer größeren Schwierigkeit und Lebensgefährlichkeit fast nie üblich war — die religiöse Sekte der Skopzen glaubte sie z. B. durch Verstümmelung der Brüste und der äußeren Geschlechtsteile ersetzen zu können —, die Kastration zu medizinischen Zwecken aber ist ein Produkt neuester Zeit. Die Zahl der Berichte ist daher eine viel geringere. Nur in einer Abhandlung von *Bischoff* findet sich das Zitat der Reisebeschreibung eines Arztes namens *Dr. Roberts*, der in Indien weibliche Berufskastraten kennen gelernt hatte. „Die von *Roberts* untersuchten Personen waren etwa 25 Jahre alt, groß, muskulös und vollkommen gesund. Sie hatten keinen Busen, keine Warze und keine Schamspalte. Der Schambogen war so eng, daß sich die aufsteigenden Äste der Sitzbeine und die absteigenden der Schambeine fast berührten. Die ganze Gegend der Schamteile zeigte keine

[1]) Zit. nach *Möbius*, 1906, S. 85.

Fettablagerung, ebenso wie die Hinterbacken nicht mehr entwickelt waren als wie bei Männern, während der übrige Körper hinreichend mit Fett versehen war. Es war keine Spur von Menstrualblutung oder eine deren Stelle vertretende vorhanden. Ebenso kein Geschlechtstrieb." Mit Rücksicht auf letztere Angaben muß man doch wohl annehmen, daß es sich um wirkliche Kastraten gehandelt hat, und nicht, wie häufig in den referierenden Darstellungen (z. B. *Biedl* 1910) vorausgesetzt wird, auch nur wie bei den Skopzinnen um Verstümmelung der äußeren Geschlechtsteile. Diese könnte nicht die Menstruation zum Stillstande bringen. Das bestätigt auch *Marshall* (1910, S. 314).

Häufiger sind pathologische Erfahrungen über nicht operatives Fehlen oder Verkümmerung der Eierstöcke, was entweder angeboren oder durch Krankheit erworben sein kann. Bleiben wir in Verfolgung solcher Fälle zunächst bei den eigentlichen Genitalien, den Ausführungsgängen und Kopulationswerkzeugen, so sind auch diese Organe stets unterentwickelt oder fehlen ganz. „Nach *Puech*", referiert *Möbius* (1906), „hat man unter 20 Fällen fünf mit Resten der Eileiter gefunden, 3mal einen soliden Strang, 1mal offene Röhren. Reste der Gebärmutter waren 6mal da, 3mal im embryonalen, 2mal im fötalen Zustande; 1mal soll die Gebärmutter ausgebildet gewesen sein, aber dieser Fall ist zweifelhaft. Die Scheide fehlt oder ist eng und kurz; ist ein Rest der Gebärmutter da, so entspricht seinem Zustande der der Scheide. Die äußeren Geschlechtsteile waren in 17 Fällen normal, nur 3mal abnorm. Das Becken war in der Regel weit, nur 1mal partiell verengt. Die Brüste waren gut entwickelt, nur 3mal rudimentär." Wo angeborene Unterentwicklung oder Abwesenheit des Eierstockes mit Unterentwicklung oder Abwesenheit der Genitalien einhergeht, liegt die Erklärung nicht eindeutig so, als ob die Abnormität der Keimdrüse das Primäre, die der übrigen Organe das Sekundäre sein müsste; vielmehr kann eine gemeinsame Ursache sämtliche Abnormitäten gleichzeitig bewirkt haben. Etwas beweisender sind daher die Fälle krankhafter Rückbildung, viel beweisender die chirurgische Entfernung. Nach *Alterthum* und *Martin* hört bei Kastration erwachsener Weiber „die Menstruation auf und die Gebärmutter mit ihren Anhängen schrumpft in ähnlicher Weise wie beim natürlichen Altwerden. Sind Reste der Eierstöcke zurückgeblieben, so kann die Monatsregel fortdauern. Scheide und äußere Geschlechtsteile verändern sich in der Regel nicht, nur früher als sonst tritt der Altersschwund ein. Die Brüste bleiben fast immer unverändert". Nach *Hegar* (1878) verkümmern auch bei kastrierten Frauen reiferen Alters die äußeren Genitalien und der Leitungsapparat, selbst große fibröse Geschwülste der Gebärmutterwand gehen zurück oder schwinden, was sogar bei Frühkastrierten nicht einmal in dem Ausmaße zutrifft wie bei Spätkastrierten. Nach *Kehrer* (1877) und *Sellheim* (1906) atrophieren manchmal die Brüste (vgl. hierzu unser obiges Zitat von *Roberts!*), in anderen Fällen (*Hegar, Alterthum*) wird im Gegenteile die Laktation verlängert; letzteres ist vor allem bei Spätkastraten der Fall. Der Uterus aber atrophiert

(Kehrer, Sellheim), ob alt oder jung. Die mit der Menstruation verbundenen, aber von der Blutung unabhängigen nervösen Erscheinungen und anderen funktionellen Schwankungen (Körpertemperatur, Blutdruck, Pulsrhythmus, Muskelkraft), die man als Menstruationswellen oder Molimina menstrualia zusammenfaßt, schwinden zusamt der Menstruation, wie im Klimakterium so auch nach operativer Entfernung der Eierstöcke und in späterer Folge auch nach Uterusexstirpation. Nach Entfernung der Gebärmutter bleiben die Menstruationswellen ohne Menstruation noch längere Zeit erhalten *(Mandl* und *Bürger)*.

Wir können nach diesen wenigen Worten bereits zu den extragenitalen Geschlechtsmerkmalen des Weibes übergehen. Da die verschiedene Länge des Kopfhaares keinen Geschlechtsunterschied darstellt, sondern nur von dem beim Manne üblichen Schneiden abhängt, ist es nicht weiter zu verwundern, wenn hier auch keine Kastrationsfolge zum Vorschein kommt. „In den Fällen von angeborener Verkümmerung der Eierstöcke wird einige Male angegeben, daß reicher Haarschmuck vorhanden gewesen sei“ (*Möbius* 1906). Erst recht bleibt die Behaarung nach Kastration im reifen Alter in der Regel unverändert. „Weil bei alten Weibern, deren Eierstöcke atrophisch geworden sind, manchmal Barthaare sprossen, hat man Ähnliches auch bei Kastrierten erwartet. Es scheinen aber Barthaare nach der Kastration sehr selten zu sein. *Delbet* hat nie welche gesehen und *Hegar* spricht nur zweifelnd davon“ (*Möbius* 1906). Der sich hieraus ergebende Unterschied zwischen operativer und seniler Kastration würde nach *Biedl* (1910) ungezwungen dadurch seine Erklärung finden, „daß im ersten Falle, bei der Exstirpation der Keimdrüsen, auch die noch vorhandenen Rudimente des heterosexuellen Gewebes mitentfernt worden sind, während im zweiten Falle gerade diese einen ausschlaggebenden Einfluß auf die Weiterentwicklung von Anlagen erlangt haben, die bei beiden Geschlechtern gegeben sind“ (S. 355). Daß *Biedl* hier Recht hat, wird um so wahrscheinlicher, als gerade die eigentlichen Sexusabzeichen jenen Unterschied aufweisen, nicht aber die von der Kastration zwar beeinflußten, aber sexuell indifferenten Merkmale, wie z. B. die Fettentwicklung. Auch die Häufigkeit heterosexueller Abzeichen bei Tierbastarden *(Poll)*, die, wie wir im II. Kapitel sahen, oft hermaphroditisch sind und es in gewissem Maße auch sein können, wenn die Untersuchung nichts zutage fördert als Degeneration der homologen Keimdrüse, spricht zugunsten jener Ansicht *Biedl*s. Die schwächere oder schwindende Behaarung des Gesichts, der Achsel- und Schamgegend, welche der Kastration folgt, gleichviel, ob sie einen Mann oder ein Weib betraf, ist andrerseits eines der Argumente, welche *Halban* (1903) zu seiner Hypothese führten, daß jede Keimdrüse, sei es Eierstock oder Hoden, die extragenitalen Geschlechtsmerkmale zu stärkerem Wachstum anregt, und daß diese Merkmale unabhängig von der Keimdrüse schon primär vorhanden und nur des protektiven Einflusses einer beliebigen Keimdrüse bedürfen, um ihre volle Ausbildung zu erlangen. Je nachdem, ob ihr primäres Wachstum ein schnelleres oder langsameres ist,

kommen sie früher oder später im Leben zu voller Deutlichkeit; die Barthaare der Frau haben von Haus aus meist ein sehr langsames Wachstum; deshalb, aber nicht als Ausfallserscheinung des nicht mehr funktionierenden Ovariums, kämen sie erst in höherem Alter zu auffälligem Vorschein.

Immerhin gibt es auch Erscheinungen, welche sich dieser Ansicht von *Halban* nicht leicht einfügen. In seinem Werk über das Haarkleid des Menschen begründet *Friedenthal* (1908) ganz entschieden die Ansicht, daß jene Form des Haarkleides, welche wir beim erwachsenen Weibe sehen, identisch sei mit der Haarverteilung beim 15—16jährigen Jüngling. Das definitive weibliche Haarkleid gleicht somit einem stationär gewordenen Jugendstadium des männlichen Haarkleides. Von Merkmalen, welche dies determinieren, erinnere ich jetzt nur an die schon bei früherer Gelegenheit genannte geradlinige Abgrenzung der Schambehaarung gegen den Bauch zu, das Fehlen der Haare in der Umgebung des Afters, die Verbreitung zarten Flaumhaares fast über den ganzen Körper und selbstverständlich das Fehlen starker Grannenhaare im Antlitz. Wann immer nun sich ein solches Haarkleid beim Weibe über das Jünglingsstadium hinaus weiterentwickelt, so daß das Flaumhaarkleid zurücktritt, das Grannenhaarkleid aber an Raum gewinnt, ist dies nach *Friedenthal* auf Unterfunktion des Ovariums zurückzuführen. Frauen mit irgendwie gestörten Eierstocksfunktionen, sei es als Alterserscheinung, sei es früher, bekommen nicht nur einen Bart, sondern die Behaarung verliert auch am Mons veneris ihre geradlinige Begrenzung und erstreckt sich einerseits weiter nabelwärts, andrerseits über die Perianalregion, und auch auf den Gliedmaßen sowie im Umkreise der Brustwarzen mischt sich streckenweise längeres Terminalhaar unter die weichen flaumigen Lanugohärchen. Daß durchaus nicht alle weiblichen Individuen nach Aufhören ihrer Geschlechtsfunktion, nach der normalen Menopause, männliche Sexualcharaktere bekommen, erklärt *Friedenthal* so, daß diese Charaktere entgegengesetzten Geschlechtes nur bei jenen Frauen auch im Alter ganz besonders stark zum Ausdrucke gelangen, die schon früher, im zeugungsfähigen Alter, ein nicht voll oder nicht normal funktionierendes Ovarium besessen hatten. Das häufige erbliche Auftreten von Überbehaarung, Hypertrichosis, beim Weib, wie es besonders auch unter den jetzigen Jüdinnen anzutreffen sei, spricht *Friedenthal* als Symptom einer Rassendegeneration an, als Zeichen zunehmenden Schlechterwerdens der Eierstocksfunktionen.

Nur das sogenannte Rassenbärtchen vieler südlicher und orientalischer Frauen, eine leichte Ansammlung von Terminalhaar etwas ober- und innerhalb der Mundwinkel, will *Friedenthal* hiervon ausgenommen wissen, weil es am übrigen Körper durchaus nicht mit Ausbreitung des Terminalhaares über den Jünglingstypus hinaus Hand in Hand geht, vielmehr dort überall der echt juvenil-weibliche Typus erhalten bleibt. Sogar Frauen mit Vollbärten, von denen mehrfach bekannt ist, daß sie zahlreiche normale Kinder geboren haben, müssen nicht in die Kategorie der Rassendegeneration gehören, falls der übrige Körper die Frauenbehaarung in hohem

Grade ausgeprägt behält, wie es in den von *Friedenthal* untersuchten Beispielen wirklich zutraf. Hier ist der Bart kein Kennzeichen von Rassendegeneration, sondern der Ansatz einer Rassenneubildung, kein regressiver, sondern ein progressiver Prozeß zur Entstehung einer Menschenrasse mit Konvergenz der äußeren Geschlechtsunterschiede. In derselben Weise kann ja auch die Arrhenoidie und Thelyidie der Vögel laut *A. Brandt* ebensosehr Ausdruck der Degeneration wie der selbständigen Variabilität sein, wobei meist Atavismen herauskommen. Bei manchen Vögeln (siehe unsere Einleitung) ist sie Regel. Man sieht, daß wir bezüglich des Weibes immerhin noch viel mehr auf hypothetischem Boden stehen als hinsichtlich des Mannes, und es fehlt nicht an Widersprüchen. Mangel an experimentell gewonnenen Tatsachen ist einzig und allein Schuld daran, denn selbst dem chirurgischen Eingriff gebührt nicht der volle Rang eines analytischen Experimentes, erstens weil er doch immer nur Einzelfälle betrifft, die nicht unter gleichen Bedingungen zur Beobachtung gelangten und einander daher nur unvollkommen zu ergänzen vermögen, zweitens weil ihm die gleichzeitig angestellten Kontrollversuche fehlen. Erst bei Durchführung solcher Versuchsreihen mit vergleichbaren Bedingungen schwinden die Widersprüche, dann aber auch meist sofort!

Nicht besser als mit den bisher besprochenen extragenitalen Geschlechtsmerkmalen ergeht es uns mit dem Fettbestand bzw. seinen Veränderungen nach Kastration beim Weibe. „Sicher werden“, referiert *Möbius* (1906), „die meisten Frauen, die in der Reife kastriert worden sind, nicht fett. *Delbet* z. B. sagt, er habe 96 seiner Operierten kürzere oder längere Zeit beobachtet und habe keine Veränderung des Soma, besonders kein Fettwerden wahrgenommen. *Hegar* allerdings meint, gesteigerter Fettansatz komme nicht ganz selten vor und ist geneigt, ihn für direkte Wirkung der Kastration zu halten“. *Kehrer* (1877) und *Sellheim* (1906) haben bei Frauen, die zur Pubertätszeit kastriert worden waren, Fettsucht gesehen. Allgemein bekannt ist es, daß Nachlassen der Eierstocksfunktion bei alternden Frauen häufig, aber durchaus nicht immer gesteigerte Disposition zur Fettleibigkeit mit sich bringt. „Es ist nicht zu leugnen“, schreibt *Alterthum*, „daß sich bei einem großen Teil der kastrierten Frauen, ebenso wie im Klimakterium, Neigung zum Fettwerden bemerkbar macht. Eine sehr bedeutende Zunahme der Körperfülle konstatieren wir überhaupt nur in 29·5%, also seltener als *Glaevecke*, der eine beträchtliche Zunahme des Körpergewichtes in 57·5%, des Fettansatzes in 42·5% gefunden hatte“. Die kastrierten Frauen, welche *Zuntz* zu seinen (von uns noch später zu besprechenden) Untersuchungen über den Gasmetabolismus gebrauchte, waren nicht fett, ebensowenig die kastrierten weiblichen Ratten von *Cramer* und *Marshall*, die kastrierten Hündinnen von *Lüthje*. Nach *Biedl* (1910) erklären sich die Widersprüche, indem bei den Frauen sowohl nach Kastration, als auch im Klimakterium in ungefähr gleichem Verhältnis von 42—52% starker Fettansatz auftritt, in den übrigen 48—58% ausbleibt. Wahrscheinlich wären auch hier die regionären Fettansammlungen, wie sie

bei mageren Mannkastraten auftreten, näher zu berücksichtigen, um vollends Einheit der Befunde, nicht nur der auf die Frau, sondern auch der auf Frau und Mann zusammen bezüglichen, zu erzielen.

Hinsichtlich der Muskulatur konnte ich nichts anderes finden, als was schon eingangs gelegentlich Erwähnung der Reisebeschreibung Dr. *Roberts* wörtlich zitiert wurde: *Roberts* hebt hervor, daß die weiblichen Berufskastraten, die er auf seiner Fahrt von Delhi nach Bombay antraf, sehr muskulös waren, hingegen des Fettansatzes entbehrten, den man bei normalen Frauen zu finden gewohnt ist. Die Wirkung wäre also eine geradewegs entgegengesetzte, reziproke wie beim Manne.

Noch im Jahre 1903 wußte *Möbius* in erster Auflage seiner Zusammenstellung (2. Auflage 1906) gar nichts über Kastrationsfolgen an den Drüsen mit innerer Sekretion zu sagen. Neuere Untersuchungen haben auf pathologischem Gebiet einige Befunde hinsichtlich der Epiphyse, Hypophyse und Thymusdrüse zutage gefördert, und zwar meist in der Reihenfolge, daß zuerst die abnormale oder krankhafte Beschaffenheit der betreffenden Drüse, dann erst der abnorme Zustand des Genitalapparates erhoben wurde. In vielen Fällen liegen die Dinge wohl wirklich so, daß die Erkrankung der innersekretorischen Drüse nicht bloß zufällig diagnostisch, sondern auch ursächlich das Primäre, die Unterfunktion und Hypoplasie des Genitales das Sekundäre darstellt. Letztere Situation trifft wohl ausnahmslos dort zu, wo man in der Nachbarschaft von Epiphyse und Hypophyse Hirntumoren gefunden hat, die ihrerseits mechanisch oder chemisch-sekretorisch auf die Drüsen selbst einwirkten, letztere am normalen Funktionieren, d. h. Sezernieren hinderten und auf diese Weise mittelbar auch den gegenseitigen innersekretorischen Stoffaustausch hemmten, welcher zweifellos zwischen den genannten Drüsen und dem Genitale besteht, und zwar in beiderlei Richtung. Hierher gehören z. B. der Fall *Bayerthal* mit Stirnhirntumor, die Angaben von *Axenfeld,* daß bei basalen Hirntumoren Menstruationsstörungen vorkommen, „vermutlich“, wie er selbst sagt, „durch Vermittlung der Hypophyse“, weiter die Fälle von *Ed. Müller,* bei welchen in Gegenwart von Tumoren im Occipitallappen und im Kleinhirn Amenorrhoë, also völliges Ausbleiben der Menstrualblutung, mit Fettsucht gepaart, beobachtet wurde. Ferner sind hier Fälle von *Bergman* (zitiert nach *Tandler* und *Grosz* 1910 b), *Abelsdorf, Yamaguchi, Zak, Berger, Erdheim* und *Bartels* anzureihen, bei denen nicht überall nachweisbar ist, daß die in größerer oder geringerer Entfernung von der Hypophyse sitzenden Tumoren auf die Beschaffenheit der Hypophyse selbst einen Einfluß nehmen.

Männliche wie weibliche Eunuchoide, also Personen mit hypoplastischen Geschlechtswerkzeugen, welche *Tandler* und *Grosz* (1910 b) untersuchten, zeigten auf dem Röntgenogramme ihrer Brustorgane einen Schatten, der auf die Thymus bezogen werden und somit die Persistenz dieser sonst mit der Pubertät verschwindenden Drüse andeuten konnte. Begegnete zwar die Identifizierung jenes Schattens mit der Thymus einigen Schwierigkeiten,

so zeigten doch auch die Sektionsbefunde, daß ein über die normale Zeit hinaus erhalten gebliebenes Briesel wirklich vorhanden war. „Nach *Bartel* zeigte das Genitale in Fällen der Thymuspersistenz, namentlich bei weiblichen Personen, Hypoplasie, die sich schon durch Menstruationsanomalien verriet. Mangelhafte Crines, enge Vagina, Uterus infantilis, meist übermäßig große, oft ganz glatte Ovarien, häufig mit Cystenbildung bei älteren Frauen, waren die Kennzeichen beim Weibe, mangelhafte Crines und Kleinheit der äußeren Geschlechtsteile beim Manne." Ganz analog sind die Befunde von *Herrmann* und *Kyrle,* welche genaue histologische Beschreibungen der abnormalen Keimdrüsen geben.

Veränderungen des Kehlkopfes nach Exstirpation des Ovariums scheinen nicht vorzukommen. Sicher bleibt bei später Kastration die Stimme unverändert. „*Delbet* hat besonders darauf geachtet", sagt *Möbius* (1906). „und hat nur einmal beobachtet, daß bei unveränderter Sprechstimme die Singstimme bestimmte Teile verloren hatte, wobei man dahingestellt sein lassen muß, ob die Kastration daran Schuld war."

Abgesehen von der schon wörtlich zitierten Angabe des Reisebeschreibers Dr. *Roberts,* wonach die weiblichen Eunuchen groß gewesen seien, ist über das gesamte und über das spezielle Wachstum der Knochen bei kastrierten Frauen wenig zu finden. Pathologische Erfahrungen lassen sich hier nicht gut verwerten, da die angeborene oder durch Krankheit erworbene Verkümmerung der Keimdrüsen in der Regel mit Dürftigkeit und Kleinheit der betreffenden Personen einhergeht. Sicher übertreffen Personen mit hypoplastischem Ovarium durchschnittlich nicht die Länge der normalen. Daß Knochenveränderungen an kastrierten Frauen nicht beobachtet wurden, hängt großenteils wohl auch damit zusammen, daß die Kastration im präpuberalen Alter hier um so vieles seltener vorkommt, Kastration Erwachsener ändert ja aber auch beim Manne nicht mehr viel. Andrerseits muß freilich auch die größere Stabilität des Weibes überhaupt herangezogen werden. Die Veränderungen, welche beim Manne ohne Keimdrüsen so sehr auffallen, sind strenge genommen zu einem guten Teile gar keine „Veränderungen" im verbalen Sinne, sondern nur Abweichungen vom normalen Bau des Erwachsenen, die dadurch zustande kommen, daß infantile Merkmale sich nicht weiterbilden und verlieren, sondern eben bis ins Alter stationär bleiben. Das Weib besitzt aber schon von vornherein diesen infantil-juvenilen Charakter. Ein nicht unbeträchtlicher Teil derjenigen Merkmale, die es äußerlich vom Manne unterscheiden lassen, beruht in nichts anderem, als daß die Jugendmerkmale persistieren und sich in der ihnen eigenen Richtung weiter fortbilden, wogegen sie beim Manne einer ganz anderen Richtung weichen müssen. So ist es auch natürlich, man möchte sagen logisch, wenn das Erhaltenbleiben der jugendlichen Merkmale, welches in beiden Geschlechtern einen ansehnlichen Prozentsatz aller Kastrationsfolgen ausmacht, den definitiven Ausbau eines weiblichen kastrierten Körpers nicht so stark vom Typus abweichen läßt wie den eines kastrierten Mannes. Doch zeigen

Schwangere, die ja in gewissem Sinne wegen der Unterfunktion ihrer Ovarien Kastrierten gleichzusetzen sind, kastratenähnliche Veränderungen am Becken (*Braun* und *Kolisko*), sowie jugendliche Gravide besonders starkes Längenwachstum (*Halban* 1905).

Über den Knochenbau kastrierter weiblicher Personen ist sonst noch bekannt, daß sich das Becken bei ihnen nicht verkleinert, ferner daß die krankhafte Knochenerweichung, Osteomalacie, durch Exstirpation der Eierstöcke wenigstens vorübergehend geheilt werden kann. Kastration bewirkt also hier, daß Kalksalze in gesteigerter Menge in den Knorpel eingelagert werden, ein Prozeß, der auf den ersten Blick analog scheint mit Förderung des Knochenwachstums nach Hodenentfernung, ihm aber in Wirklichkeit widerspricht, da dieses gesteigerte Längenwachstum auf ausbleibender Verknöcherung der Nähte und Epiphysenfugen beruht, auch mehrfach die Biegsamkeit und Weichheit der Knochen männlicher Kastraten hervorgehoben wird. Jedenfalls besteht ein allgemeiner Zusammenhang zwischen Keimdrüsen und Knochenentwicklung, wenn auch nur ein indirekter, durch andere Drüsen mit innerer Sekretion vermittelt. Wir kommen darauf bei Besprechung der Kastrationsfolgen für den Phosphorstoffwechsel zurück.

Roberts, der von den weiblichen Eunuchen Indiens berichtet, daß sie keinen Geschlechtstrieb hatten, steht mit dieser Angabe ziemlich allein da. Nur *Alterthum* stimmt ihm darin bei, indem er Verminderung oder Erlöschen des Geschlechtstriebes nach Kastration angibt. Nach *Möbius* (1906) haben ihm einige seiner Operierten mitgeteilt, sie fühlten sogar mehr Geschlechtstrieb als vorher. Eine 45jährige Frau, die vor 11 Jahren kastriert worden war und auf deren Ehrlichkeit er sich verlassen konnte, sagte *Möbius,* ihr Geschlechtsgefühl sei durch die Operation gar nicht verändert worden, „erst seit 6 Monaten habe es deutlich nachgelassen, wohl infolge des Alters, meinte sie“. Unveränderter oder sogar gesteigerter Geschlechtstrieb geht noch aus der Anamnese mehrerer Fälle hervor, wo keine operative Entfernung, sondern angeborene oder pathologische Unterentwicklung des Ovariums und des zugehörigen Genitaltraktes vorlag. *Rouband* berichtet von einem 22jährigen Mädchen, welches nicht menstruierte, aber geschlechtlich so erregt war, daß sie 5 Jahre lang das Gewerbe einer Prostituierten betrieb, worauf sie starb. Die Sektion ergab Atrophie beider Eierstöcke, die nur Knötchen in den Ligamenten bildeten. Ein schönes, blondes, 24 Jahre altes Mädchen mit völlig weiblichem Charakter und Neigungen starb an typhösem Fieber; der Sektionsbefund von *Briquet,* dem Spitalsleiter, ergab blinde Endigung der Scheide in der Tiefe von 6—7 *cm.* Kranialwärts dieses Blindsackes fand sich nur eine fibröse Masse, die sich nach rechts und links in einen Strang fortsetzte. Bei mikroskopischer Untersuchung fand man darin normale Uterusmuskelfasern. Die seitlichen Stränge entsprachen den Tuben. Die verkümmerten Eierstöcke bestanden aus einem graulichen Gewebe und enthielten keine drüsigen Bestandteile. Trotzdem war das Becken wohlgebildet und geräumig, die

Schamhaare waren vorhanden, große und kleine Lippen ebenso wie die Klitoris waren mittelmäßig entwickelt. Äußerlich war erst recht nichts zu finden, was vom weiblichen Typus irgendwie abweichend gewesen wäre, auch war bekannt, daß das Mädchen einen Geliebten gehabt und mit ihm geschlechtlich verkehrt hatte. Endlich haben wir noch einen Bericht von *Quain*, der eine 33jährige, blasse, ganz weiblich gebildete, in glücklicher Ehe lebende Frau betraf, an der bei Lebzeiten nichts abnorm erschien als daß in ihren letzten Lebensjahren eine vikariierende Menstruation aus der Nase eingetreten war. Auch an den äußeren Geschlechtsteilen zeigte sich nichts auffälliges, aber die Sektion ergab das Fehlen der Tuben und Eierstöcke, sowie der Gebärmutter, wenn man nicht eine halbmondförmige Falte am Ende der blinden Scheide dafür nehmen wollte. In der linken Scheidewand lag ein kleiner drüsenähnlicher Körper, der an das Eierstocksgewebe erinnerte. Der Geschlechtstrieb ist insoferne, um die Wirkungen der Kastration auf ihn zu erproben, ein höchst unsicheres Merkmal, als man nicht behaupten kann, er sei unbeeinflußt geblieben, wenn er sich nach Entfernung der Geschlechtsdrüsen noch als vorhanden erweist. Im Gegenteile, die wiederholt auftauchenden Meldungen von verstärktem Geschlechtstrieb bei Unterfunktion oder Fehlen der Ovarien lassen im Einklange mit den abnormen sexuellen Neigungen vieler männlicher Kastraten die Deutung zu, daß jener Trieb, wenigstens in einzelnen Formen seiner Betätigung, wenn auch nicht gerade regelmäßig in jetzt auftretender Homosexualität, nunmehr den Charakter des entgegengesetzten Geschlechtes angenommen habe. Hierin wird man von *Friedenthal* bestärkt, wenn er sagt (1908): „Ganz beiläufig sei hier noch bemerkt, daß wir ebenso wie in einem verminderten auch in einem übermäßig starken Geschlechtstrieb bei Mann und Weib einen in vielen Fällen zutreffenden Hinweis auf Schwächung der Geschlechtsfunktion besitzen, der den Tierzüchtern nicht unbekannt ist. Wenn bei Haustieren, bei welchen wie bei Säugetieren allgemein die Weibchen beim Zeugungsgeschäft sich sehr passiv verhalten, Weibchen auftreten, welche an Geschlechtslust die Männchen noch übertreffen und auch bei der Begattung die Begattungsbewegungen der Männchen nachahmen, so erkennt der Tierzüchter die drohende Degeneration und muß durch Zuführung frischen Blutes Abhilfe schaffen. Beim Menschen sind die gleichen Erscheinungen bei großhirnüberreizten Individuen, außerdem bei körperlich Minderwertigen und bei Viragines sehr häufig zu beobachten und wohl in der gleichen Weise als Zeichen der Erschöpfung und mangelhaften Funktionierens der Fortpflanzungsorgane zu deuten.“ Übrigens beobachtet man auch wirklich gleichgeschlechtliche Liebesbetätigung von ins männliche entarteten Frauen, sogenannten Viragines, bei denen Männerfeindschaft, auch geistiger und wirtschaftlicher Kampf gegen den Mann damit Hand in Hand geht.

Daß die späte Kastration am Geisteszustand nichts Wesentliches ändere, darüber sind sich die meisten Beobachter einig. Nur ist — im allgemeinen wenigstens — die Kastration der Frauen einer verfrühten

Menopause gleich zu achten: die Monatsregel hört nach *Alterthum* auf, es treten „Wallungen“, Schweiße, Gesichts- und Gehörtäuschungen ein, die Frauen sind oft erregt und nervös, doch zeigt der Körper keine Altersveränderungen, wie sie bei der wirklichen Menopause auftreten, und man kann nicht sagen, daß die geistigen Kräfte abnehmen.

Geistesstörungen nach Kastration hat *Denis* (zit. nach *Delbet*) in 2°/₀ gefunden, *Delbet*, obwohl er mehrere hundert Male doppelseitige Ovariotomie ausgeführt habe, niemals. Nach *Margulies* (zit. nach *Delbet*) scheint es sich in den Fällen, wo man nach der Kastration aufgetretene Geistesstörungen der Kastration selbst zugeschrieben hat, meist nur um Sepsis, Jodoformvergiftung und andere ganz sekundäre Operationsfolgen gehandelt zu haben. Überblicke man die Gesamtheit der Fälle, so sei es, meint *Delbet*, immerhin richtig, daß nach Ovariotomie, aber nach beidseitiger ebenso wie nach einseitiger, Geistesstörungen öfter vorkommen als nach anderen großen Operationen. Nur Augenoperationen nehmen diesbezüglich denselben Rang ein. Wir werden deshalb nicht fehlgehen, wenn wir für die Frau jetzt zum Schluß dieselbe Folgerung ziehen wie beim Mann: die Kastration beeinflußt den Geisteszustand kaum direkt, sondern nur die mit der Operation und dem schweren Verlust verbundene Gemütserschütterung ist es, welche das seelische Gleichgewicht ins Schwanken zu bringen vermag.

Bei **Pflanzen**, wo, wie bemerkt, der Ausbildung extragenitaler Geschlechtsmerkmale bis in die neueste Zeit (*Goebel* 1910) sehr geringe Aufmerksamkeit geschenkt worden ist, wurden Kastrationsexperimente nur in geringer Zahl und nur zu dem Zwecke vorgenommen, um die Möglichkeit parthenogenetischer Entwicklung nach Entfernung der Antheren zu prüfen. So die (negativen) Versuche von *Eichler* an Tragopogon, die von *Ostenfeld* und *Raunkiaer* (1903) an Hieracium und anderen Cichorieen, in denen etwaige Folgen für den Sexualcharakter nicht untersucht wurden, endlich diejenigen von *Ostenfeld* (1906) an einigen Hieracium-Arten; hier wurde festgestellt, daß die kastrierten Blütenköpfchen sich durch kürzere Pappushaare auszeichnen. Daß Kastrationsversuche an Pflanzen wohl auch sonst Aussicht auf Erfolg hätten, geht aus der bei Gräsern beobachteten parasitären Kastration durch Brandpilze hervor, als deren Folge z. B. *Iltis* beim Mais ein Umschlagen der Ähren in den entgegengesetzten Geschlechtstypus festgestellt hat.

Wir halten bei den **Tieren**, wo die eigens zu dem Zwecke vorgenommene experimentelle Kastration uns entschieden weiter bringen wird, als alle die Zufallsbeobachtungen beim Menschen. Eine völlige Klärung der Frage dürfen wir freilich von den bloßen Kastrationsversuchen, wo nichts anderes geschah als teilweise oder totale Entfernung der Keimdrüse, entweder nur auf einer Körperseite oder auf beiden, und Vergleich der so operierten Tiere mit gleichzeitig großgezogenen, gleichalterigen Kontrolltieren auch noch nicht erwarten.

Man sollte meinen, daß uns durch die Haussäugetiere und Nutzvögel ein riesiges Material verwertbarer Tatsachen geboten würde, weil diese vielfach zu Nutzungszwecken ihrer Geschlechtsteile beraubt werden. Jedoch all die Ochsen, Hammel, Wallachen, Kapaunen und Poularden, welch letztere aber, wie wir hören werden, gar nicht wirklich kastrierte Hennen darstellen, übertreffen das Eunuchen-, Skopzen- und Sklavenmaterial nur durch die größere Quantität zugänglicher Fälle, haben aber den mit dieser Quantität kaum kleiner werdenden Mangel gemeinsam, daß es keine planmäßigen, unter konformen Bedingungen mit Kontrollversuchen ablaufenden Experimente sind.

Die Gründe, weshalb man Haustiere kastriert, die Vorteile, welche sich der Züchter, Viehhändler und Landwirt davon erwartet, lassen schon eine ganze Reihe der bekanntesten Kastrationsfolgen deutlich erkennen, weshalb wir diesmal in etwas anderer Folge vorgehen als beim Menschen, nämlich erstens die Kastrationsfolgen an männlichen und weiblichen Tieren zusammen behandeln und einander gegenüberstellen, zweitens, unmittelbar anschließend an diejenigen des Weibes, mit den psychischen Folgen, den Veränderungen des Intellektes und der Instinkte, beginnen. Das Wichtigste ist hier das mit vollständiger Kastration in der Regel einhergehende Erlöschen des Geschlechtstriebes, welches aus unruhigen, im Zustande der Erregung zu jeder Arbeit untauglichen, wütenden, ja gefährlichen Tieren ruhige, phlegmatische, folgsame und verläßliche Geschöpfe macht. Hunde und Kater kastriert man z. B. nach *Möbius* (1906) nur deshalb, um das Fortlaufen, die Beißereien und das nächtliche Schreien zu vermeiden. „Wer reiten gelernt hat, der wird wissen, daß die Leidenschaftlichkeit des Hengstes Schwierigkeiten bereiten kann.“ „Mit Hengsten gewöhnliche Arbeiten zu verrichten, bei denen sie mit anderen Tieren zusammenkommen, ist in der Regel nicht möglich“, sagt *Hoffmann.* Indessen gibt es auch hier Ausnahmen von der Regel, welche zur Hoffnung berechtigt, durch Kastration den Trieb zum Erlöschen zu bringen. Erektionen sieht man bei Wallachen oft genug, und *Pelikan* erzählt eine ergötzliche Geschichte, wonach der Sultan Amurad II. einst auf dem Schlachtfelde einen Wallachen eine Stute beschälen sah und deshalb befahl, allen Eunuchen seines Harems den Penis abzuschneiden. — Am schroffsten ist der Gegensatz zwischen den geduldigen, faulen und feigen Ochsen und dem Stier, der nicht weiß, was Furcht ist. „Sogar die Schafböcke sind nach *Hoffmann* ... nicht ungefährlich; ein älteres männliches Schwein ist gewalttätig und will mit Vorsicht behandelt sein.“ Kraft und Lebhaftigkeit wird nach *Hoffmann* um so auffallender vermindert, je mehr das Tier zur Zeit der Kastration schon geschlechtlich entwickelt war. Alte Hengste werden nach der Kastration ruhiger und träger als jung kastrierte Tiere. Jedenfalls handelt es sich hier nicht um wirklichen Quantitätsunterschied, sondern nur um den subjektiv größer erscheinenden Unterschied gegenüber dem, was man zu sehen gewohnt war. Sonst würde die Beobachtung *Hoffmanns* einen Widerspruch zu dem bilden, was man sonst von prä- und postpuberaler Kastration weiß. Von

den Kapaunen (kastrierten Hähnen) wird in der Regel angegeben, sie seien feige, kämpften nicht und bemutterten die Jungen gleich einer Henne. *Berthold* z. B. berichtet auf Grund eigener Versuche, daß die Kapaunen nicht oder wenig kämpfen, sich in der Regel feige zurückziehen, wenn sie von einem Hahn herausgefordert werden oder einem Feind zuleibe gehen sollen. Die von *Sellheim* (1898) im jugendlichsten Alter kastrierten Hähnchen aber kämpften merkwürdigerweise wie richtige Hähne; auch zeigten sie keine Ammeninstinkte. Hier haben wir also einen Widerspruch zu den körperlichen Kastrationsfolgen, welche desto schwächer auftreten, je später die Kastration erfolgte; übrigens auch einen Widerspruch zu den Befunden am Menschen, welche besagen, daß postpuberale Kastration viel geringere Aussicht habe, den trotz Fehlens der Geschlechtsdrüsen zerebral weiterwirkenden Geschlechtstrieb zum Erlöschen zu bringen, als die präpuberale Kastration.

Bei weiblichen Tieren, kastrierten Kühen, Schweinen und Hündinnen ist nur im allgemeinen bekannt, daß die Brunft aufhört und daß sie ruhiger, gleichgültiger werden. Bei Hennen jedoch, wo zwar die operative Entfernung des Eierstockes nach *Vennerholm* (zit. nach *Sellheim* 1898), *Hanau, Sellheim* (1898), *Foges* (1902) u. a. wegen seiner Ausbreitung und der Nähe der Vena cava inferior unmöglich ist, aber häufig sogenannte „Hahnenfiedrigkeit“ infolge schlecht entwickelten Ovariums oder zwitteriger Geschlechtsanlage vorkommt, kann das Gegenteil eintreten: „Solche Hennen“, sagt beispielsweise *Friedenthal* (1908), „beginnen zu krähen wie die Hähne (Wachstum des Kehlkopfes), mit Hähnen zu kämpfen (Wachstum der Muskelkraft), und Hennen zu treten wie die Hähne.“ Auch wird wiederholt angegeben, daß hahnenfedrige Hennen sich der Oberherrschaft und Führung über die anderen Hennen bemächtigen gleich einem Hahn.

Ein weiterer Grund als die immerhin in den meisten Fällen zutreffende Regel des Geschlechts- und Erregungsverlustes liegt in Gestalt der veränderten Muskelbeschaffenheit für die Kastration von Haustieren vor. *Hoffmann* gibt die — übrigens jedem Fleischhauer und jeder Köchin bekannte — Tatsache wieder, daß der unangenehme Bocksgeruch des Widders und Ziegenbockes, welcher keineswegs bloß äußerlich der Haut und dem Fell anhaftet, sondern interessanterweise die gesamte Muskulatur durchdringt, sich nach Kastration allmählich verliert, außerdem wird das Fleisch zarter, weicher, durchwachsener. Gleiches gilt für weibliche Schafe, für Schweine beiderlei Geschlechtes und für Hähne, die alle zu diesem Zwecke kastriert werden. Selbst Fische mit degenerierten Gonaden haben besseres, zarteres Fleisch. *Hoffmann* und *Numan* berichten auch, daß junge weibliche Rinder kastriert werden, um das Fleisch zarter und wohlschmeckender zu machen, doch scheint dies heute nicht mehr üblich zu sein. Heutzutage werden Kühe nach *Tandler* und *Keller* hauptsächlich wohl nur noch im Murboden mit seinen Seitentälern, Obersteiermark, kastriert, aber nicht der Fleischgewinnung, sondern der Arbeitsleistung wegen: „es sind dies die soge-

nannten Zugkalben oder Schnitzkalben, welche von den Bauern wegen ihrer Gängigkeit und ihrer Ausdauer ganz besonders geschätzt werden" (1910). Auch pflegt man nach *Alterthum* und *Hoffmann* ältere Kühe zu kastrieren, weil sie dann leichter fett werden und merkwürdigerweise länger und reichlicher eine qualitativ gute Milchsekretion behalten. Davon soll später noch des genaueren die Rede sein. Um für jetzt noch bei den muskulären Kastrationsfolgen zu bleiben, muß vor allem darauf hingewiesen werden, daß die größere Geduld und Folgsamkeit des Kastraten, die man gewinnt, mit geringerer Leistung wegen geschwächter Muskelkraft bezahlt werden muß. Unvergleichlich größer ist die Muskelkraft des Stieres und Hengstes als die des Ochsen und Wallachen, wobei, laut privater Mitteilung von *Hoffmann* an *Möbius* (1906), allerdings die größere Leidenschaftlichkeit und Energie des ersteren ihren Anteil beanspruchen darf. Immerhin sind die Nackenmuskeln beim Stier etwa doppelt so mächtig wie beim Ochsen. Von höchster Bedeutung ist es, daß *Sellheim* (1898) auch den Herzmuskel bei seinen Kapaunen schwächer, das Gesamtgewicht des Herzens nämlich geringer fand als bei gleichaltrigen Hähnen. Hierdurch könnte der gesamte Blutumlauf verlangsamt, daher der ganze Stoffwechsel vermindert und so fast alle Kastrationsfolgen auf diesem Wege durch Unterernährung der betroffenen Organe erklärt werden. Wir kommen darauf gelegentlich Besprechung der Blutveränderung zurück. Die schwächere Muskulatur des Kastraten spricht sich endlich noch in den Knochenfortsätzen und -kämmen aus, welche dem Muskelansatze dienen und die bei Kastraten schwächer hervorragen als bei Normalen. Dies gilt besonders auch für die von *Sellheim* (1899) untersuchten Kapaunenschädel, wo er am meisten den Processus condyloides des Basioccipitale schwächer ausgeprägt fand.

Man kastriert Haustiere schließlich noch wegen ihrer leichten Mast. Enorm ist die Fettentwicklung nach *Sellheim* (1898) beim Kapaun. Woran es liegt, daß auch die weiblichen Masthühner, die sogenannten Poularden, sowohl an diesem Fettansatz als auch am Weißer- und Weicherwerden des Fleisches teilnehmen, erscheint unklar, da sie nicht kastriert sind, sondern ihnen nur die Oviducte durchschnitten oder herausgerissen werden. Immerhin ist dadurch die Eiablage unmöglich gemacht und man darf daran denken, daß die dadurch bedingte Stoffersparnis in den genannten Beziehungen eine wirkliche Kastration zu ersetzen vermag. *Wright* vermutet, daß die Poularden, welche von ihm ausdrücklich „desexing-pullets" genannt werden, so fett werden, weil Albumen und andere Sekrete des Oviductes nach seiner Resektion nicht mehr produziert werden. Allerdings wird andrerseits auch angegeben, daß die Poularden Eier legen, und zwar in die Bauchhöhle, was zu dem Nachweise Gelegenheit gibt, daß das Hühnerei sich nicht parthenogenetisch entwickelt; demgegenüber bleibt fast nur die Annahme einer Überkompensierung durch sehr energische Mast übrig. *Shattock* und *Seligmann* (1904) haben durch Verschluß der Ausführungsgänge bei Geflügel und Widder die Vollentwicklung der Geschlechtscharaktere nicht hindern können. Trotzdem geht es nicht an, wenn *Sellheim*, der irgendwelche Ausfallserscheinungen

an Poularden gänzlich vermißte, Beobachtungen, wie die von *Wright*, denen sich noch die älteren von *Yarell*, *Bland Sutton* u. a. (zit. nach *Sellheim*) gesellen und wonach Resektion des Legerohres vom Schwinden der Geschlechtsmerkmale bei der Henne gefolgt wird, einfach als „reinstes Phantasiestück“ bezeichnet.

Bei Rindern, Schweinen und Geflügel ist die Verfettung nach *Hoffmann* stärker als beim Pferd. Von *Hoffmann* stammt ursprünglich auch die Angabe, daß weibliche Rinder im Alter kastriert werden, um sie rasch fett zu machen und wenigstens auf diese Weise noch Nutzungswert zu repräsentieren. Die bei solchen alternden Kühen unzweifelhaft festgestellte Verlängerung und Vermehrung der Laktation kann sekundär wieder gehemmt werden, wenn jenes Fettwerden gar zu rasch und ausgiebig vor sich geht.

An Hunden hat *Lüthje* nach Kastration keine wesentlichen Stoffwechselveränderungen gefunden, doch ist sein Schüler *Berger* hierin schon früher zu teilweise abweichenden Resultaten gekommen. Den vermehrten Fettansatz betreffend, schließen sich noch die Kastrationsversuche von *Bouin* und *Ancel* (1906) an, wonach kastrierte Meerschweinchen, sobald sie einmal 400—450 *g* schwer geworden sind, bedeutend mehr Fett ansetzen als normale Tiere. Ich selbst (unpubliziert) habe die analoge Erscheinung an Fröschen, die zu anderen Zwecken kastriert worden waren, beobachtet, und die durch verkümmerte Keimstöcke ausgezeichneten Schwebeforellen des Bodensees, die sterilen Äschen und der im Süßwasser zurückgehaltene Aal, wo sich seine Geschlechtsdrüsen nicht zur Reife entwickeln, werden von *Hesse* mit Recht auch unter die hierher gehörigen Erscheinungen gestellt. Nach all diesen Erfahrungen, zu denen man ja noch die bereits berichteten am Menschen hinzurechnen muß, ist es wohl nicht mehr berechtigt, wenn *Möbius* (1906) den Fettansatz eventuell nur für eine indirekte Wirkung der Kastration hält und sich folgendermaßen ausspricht: „Ein altes Sprichwort sagt: ‚Ein guter Hahn wird selten fett‘; das soll heißen, geschlechtliche Betätigung verhindert das Fettwerden. Das Sprichwort meint auch den Menschen, aber besonders bei Tieren wird der Wegfall der geschlechtlichen Erregung von Bedeutung sein. Beim Menschen gibt es doch allerhand Beweggründe, die ihn nicht zur Ruhe kommen lassen, beim Tiere aber läuft fast alles auf Hunger und Liebe hinaus, und ein Haustier, das regelmäßig gefüttert wird, hat nach der Kastration recht wenig Beweggründe mehr. Muß es ziehen, wie das Pferd und das Rind, so kann es freilich nicht ruhen, überläßt man es aber sich selbst (wie das Schwein — Ref.), so ist es träge und wird in der Trägheit fett.“

Wie gesagt, darf es aber als ganz sicher gelten, daß diese von *Möbius* ins Treffen geführten Motive nicht in erster Reihe maßgebend sind. Abgesehen davon, daß das Erlöschen des Geschlechtstriebes durchaus nicht ohne Ausnahme dasteht und sein Bestehenbleiben die Fettentwicklung nicht hindert, wissen wir ja auch, daß Fettsucht eintritt, wenn die Hypophyse sich vergrößert, daß diese Vergrößerung aber wiederum eintritt, wenn die ihr Wachstum hemmende bzw. regulierende Sekretion der Keimdrüse fort-

fällt. Insoferne könnte man die Fettentwicklung der Kastraten noch weit eher als eine indirekte Wirkung bezeichnen.

Daß eine Vergrößerung der Hypophyse, übereinstimmend mit derselben Erscheinung beim Menschen, tatsächlich eintritt, hat zuerst *Fichera* (1905 a—c) durch Versuche an verschiedenen Tieren erwiesen. *Tandler* und *Keller* fanden es bei Obduktion einer kastrierten Murbodener Kuh bestätigt. Von anderen Drüsen ohne Ausführungsgang, aber mit innerer Sekretion ist mir nur die von denselben Autoren am selben Objekt sowie vorher schon von *Calzolari*, *Henderson* und *Paton* an verschiedenen Tieren festgestellte Persistenz der Thymus bekannt geworden, ebenfalls in voller Übereinstimmung mit den früher aufgezählten Sektions- und röntgenologischen Befunden am Menschen, unabhängig vom Geschlecht.

Darüber, daß das Kastratenhirn kleiner bleibe oder sich sogar verkleinere, herrscht unter den Autoren Einmütigkeit. Von *Leuret* und *Huschke* ist es am Wallachen, von *Sellheim* (1898) am Kapaun so gefunden worden. Bei der kastrierten Hündin aber war das Hirngewicht fast gleich demjenigen der normalen. Wieder haben wir die Erscheinung größerer Stabilität des weiblichen Geschlechtes. Das weibliche Hirn ist schon von Haus aus kleiner und leichter, somit kommt seine Veränderung nicht so sehr zum Vorschein. Auf die Verkleinerung des Gehirnes sind zu einem guten Teil auch die für Nutzungszwecke so vorteilhaften psychischen Veränderungen zurückzuführen, welche wir vorhin bereits ausführlich besprochen haben. Der Ochs ist nicht nur ruhiger, sondern auch dümmer als der Stier und in letzterer Eigenschaft sprichwörtlich geworden. Seine Fügsamkeit im Joch ist ebensowohl Folge seines Phlegmas dem anderen Geschlecht gegenüber, als seiner parallel mit dem Hirnvolumen abnehmenden Intelligenz.

Die Einhelligkeit der Autoren bezieht sich nur auf Verkleinerung des Großhirns. Die zuerst von *Gall* behauptete Verkleinerung des Cerebellums, welche noch weit auffallender sein soll und *Gall* dazu führte, im Kleinhirn den Sitz des Geschlechtstriebes anzunehmen, hat sogar große Uneinigkeit, vor allem den heftigen Widerspruch von *Rieger* entfacht, der aber selbst nichts untersucht hat. *Gall* kam zu seiner Behauptung, außer durch Vergleich von menschlichen Kastraten- und Halbkastratenköpfen und durch Vergleich von Schädeln kastrierter Kater und Kapaune, wo die veränderten Skeletteile, wie wir noch hören werden, dem Kleinhirn nicht mehr viel Platz übrig lassen; abgesehen von all diesen vergleichenden Befunden kam *Gall* zu seiner Behauptung auch noch auf experimentellem Wege: durch einseitige Kastration männlicher Kaninchen. Stets war dann die Kleinhirnhemisphäre der entgegengesetzten Seite deutlich verkleinert. Von *Vilmont* sind diese Versuche wiederholt und vollinhaltlich bestätigt worden; *Vilmont* ergänzte sie noch dahin, daß er nach doppelseitiger Kastration Kleinerwerden beider Kleinhirnhemisphären eintreten sah. *Rieger* macht *Gall* zum Vorwurf, daß er sich auf den optischen Befund verlassen und keine Wägung vorgenommen habe, wird aber von *Möbius* (1900, 1906) dahingehend zurechtgewiesen, daß bei so kleinen Gebilden die Unsicherheit, immer genau

an derselben Stelle abzuschneiden, eine viel größere Fehlerquelle darstelle als die Selbsttäuschung bei Größenvergleichung durch das Auge. *Leuret* hat übrigens die von *Rieger* empfundene Lücke ausgefüllt, indem er Kleinhirngewichte von Hengsten und Wallachen miteinander vergleicht. Auf Grund seiner Befunde widerspricht er zwar den Behauptungen *Galls*, wenn man aber seine Tabellen einsieht, so ergibt sich eine Bestätigung der letzteren: das durchschnittliche Kleinhirngewicht der Hengste beträgt 534·8, das der Wallachen aber nur 519·6 *g*.

Der Gesamthabitus eines Tieres, seine allgemeinen und besonderen Körperproportionen, sind im wesentlichen durch sein Skelett bedingt, wenn auch die Muskeln, der Fettbelag und das Relief der Haut manches für die Einzelheiten der Modellierung beitragen. Wenn wir daher jetzt einige Veränderungen besprechen, welche die Körperdimensionen kastrierter Tiere erleiden, so müssen wir sie in letzter Linie auf das Knochensystem zurückbeziehen. *Hoffmann* schildert in genannter Hinsicht die Wirkungen der Kastration folgendermaßen: „Bei männlichen Tieren wendet sich die Ernährung mehr nach den hinteren Körperteilen. Kopf, Hals, Widerrist werden schlanker, die Kruppe voller. Der „Bullenschädel“ und „Stiernacken“ des männlichen Rindes kommt gar nicht zur Entwicklung, ebensowenig der „Hengstkopf“ und der „Speckhals“ des männlichen Pferdes. Auch bei sämtlichen anderen Haustieren ist dieser Einfluß bemerkbar, Widder erhalten kleinere Köpfe und kleineres Gehörn, ebenso Ziegenböcke, und beim Schwein ist der Unterschied zwischen der Kopf-, Hals-, Widerrist- und Beckenbildung vom männlichen unkastrierten Tier sehr auffallend.“ Doch ist die Ausbildung des Widerristes beim Wallachen nach *Wallace* gleich der des Pferdes, somit ein von der Keimdrüse unabhängiger Charakter wie der Brauenwulst des Menschen. Ein Merkmal, welches alle Beobachter hervorgehoben haben, ist die meist bedeutendere Größe, richtiger bedeutendere Höhe der Kastraten beiderlei Geschlechts. *v. Nathusius* und *Koudelka* (zit. nach *Möbius* 1906, S. 41) haben die Gliedmaßenknochen bei den Wallachen verlängert gefunden, *Settegast* (zit. nach *Möbius* 1906, S. 40) hat bemerkt, daß Ochsen größer als Stiere und Kühe der gleichen Rasse sind, *Tandler* und *Keller* haben das Nämliche auch bei den kastrierten Kühen Obersteiermarks gemessen, und zwar: „Absolut größere Körperhöhe des weiblichen Kastraten im Vergleich zur ausgewachsenen Kuh; Disproportion im Körperbau des weiblichen kastrierten Tieres gegenüber dem geschlechtstüchtigen Tier zugunsten der Extremitäten und zuungunsten des Rumpfanteiles; längerer Kopf, weniger markante Gliederung desselben, merklich längeres Gehörn, höherer Widerrist, besser gespannter Rücken, schieferes Kreuz, tiefer Schwanzansatz, geringere Beckenbreite u. a., welche Eigentümlichkeiten den weiblichen Kastraten sowohl vom weiblichen wie auch vom männlichen geschlechtstüchtigen Tier deutlich unterscheiden, ihm dafür aber eine auffallende Ähnlichkeit mit dem männlichen Kastraten verleihen.“ Wir kommen auf diese letztere Deduktion noch zurück. Laut *Sellheim* (1899) sind auch Kapaune hochbeiniger als Hähne. Laut *Tandler* (1910 b Rentiere)

erkennt man auch in den Rentierherden die Renochsen von den Renstieren sogleich an der größeren Widerristhöhe, den längeren Beinen und dem gedrungenen Körperbau auseinander.

Die Verlängerung der Röhrenknochen hat wieder dieselbe unmittelbare Ursache, welche wir schon am Menschen als gültig befanden: das Offenbleiben der knorpeligen Epiphysenfugen. *Sellheim* (1899) hat bei Simmenthaler Ochsen, welche $3^3/_4$ Jahre alt geworden waren, die distale (untere) Epiphysenfuge des Oberschenkels in einer Breite von 2 *mm* offen, d. h. noch unverknöchert gefunden. Bei kastrierten Hündinnen einer großen Rasse waren besonders die Hinterbeine verlängert und schlanker, auch der Rumpf um 10 *cm* in die Länge gestreckt. *Poncet* hat Versuche an Kaninchen gemacht, welche die Verlängerung der Knochen nach Kastration ergaben, und *Mojon* (zit. nach *Becker*) bemerkt, die Knochen behielten lange Zeit ihre Weichheit, d. h. bleiben wegen mangelhafter Einlagerung von Kalksalzen dem knorpeligen Zustande näher. Daraus verstehen wir auch die auf Kapaunen bezügliche Angabe *Sellheims* (1899), daß Furcula und Sternum bei ihnen verbogen, der Brustkorb überhaupt enger und schmäler sei; ihr Kreuzbein ist schmäler und kürzer, daß Sitzbein niedriger. Das ganze Becken ist nach *Sellheim* weiter, aber darum nicht hennenähnlich; bei kastrierten Hündinnen waren alle absoluten Beckenmaße größer, die relativen kleiner, ausgenommen den Querdurchmesser des Beckenausganges. Die Befunde von *Sellheim*, nicht bloß betreffs des Beckens, sondern betreffs aller Knochenveränderungen an kastrierten Hunden, Pferden, Rindern und Hähnen wurden von *Poncet, Briau, Pirche, Möbius* (1906) u. v. a. bestätigt. Auch *Becker* hat betont, daß das Becken der kastrierten Hündin größer statt kleiner werde, wie es nämlich sein müßte, wenn es männchenähnlich würde. „Nach *Franck*", referiert *Möbius* (1906), „soll das Wallachenbecken dem Stutenbecken dadurch ähnlicher werden, daß ein starker Knochenwulst an dem vorderen Ende der Beckenfuge verschwindet, der für den Hengst charakteristisch ist; auch sollen Tubercula pubica und Crista pubis bis auf Spuren verloren gehen, der Beckeneingang kreisähnlicher werden. Ferner soll das Becken des Ochsen dem der Kuh näherstehen als dem des Stieres."

Teils durch *Hoffmann*, teils durch *Huschke* ist festgestellt worden, daß der Schädel bei Ochsen, Wallachen, Widdern und Schweinen im ganzen kleiner wird, also wiederum in strenger Übereinstimmung mit den beim Menschen erhobenen Fakten; *Sellheim* (1899) fand dasselbe beim Kapaun, insbesonders den Höhendurchmesser verringert, höchstens den Längsdurchmesser vergrößert (Dolichocephalie wie bei Homo!) und alle Muskelansätze weniger ausgesprochen. *Sellheims* kastrierte Hündinnen bekamen zwar einen breiteren und längeren, aber dabei niedrigeren Schädel. Die Nähte zwischen den einzelnen Schädelknochen waren offen geblieben. Die Hinterhauptschuppe ist nach *Gall*, der daraus auf Verkleinerung des Cerebellums schloß, bei Kapaunen und kastrierten Katern flacher gewölbt. Das große Hinterhauptloch ist im Längsdurchmesser weiter, im Querdurchmesser enger. Nach *F. Smith* bekommen jung kastrierte Katzen vollkommene Kater-, kastrierte Kater hin-

gegen Katzenköpfe, was auch für die Weichteile mit allen histologischen Details belegt wird. Damit stimmt die Beobachtung von *Seligmann* überein, wonach der Schädel des präpuberal kastrierten Widders dem des weiblichen Schafes ähnlich wird. Bei kastrierten Ebern wachsen die Eckzähne (zitiert nach *Hesse*) nicht zu Hauern aus. Dies ist, neben der bereits früher angeführten von *Hikmet* und *Regnault* betreffs Erhaltenbleibens der Eunuchenzähne in gutem und weißem Zustande, die einzige Angabe, die ich bezüglich des Verhaltens der Zähne bei Kastraten finden konnte.

Es war davon die Rede, daß laut *Hoffmann* kastrierte Widder und Ziegenböcke ein kleineres Gehörn bekommen, wozu jetzt noch ergänzt werden kann, daß sie überhaupt keines bekommen, wenn sie vor dem ersten Hervorwachsen der Stirnzapfen kastriert worden waren. Ganz analog steht es laut *Rörig* (1899 a) bei den Hirschen: Kastration ganz junger Hirsche verhindert die noch nicht begonnene Geweihbildung (doch muß für Hörner und Geweihe betont werden, daß die Anlagen dazu jederzeit deutlich vorzufinden sind, vgl. *Tandler* und *Grosz* 1908 b); spätere Kastration erzeugt verkümmerte, abnorme, sogenannte Kolbengeweihe mit kolbig oder keulig aufgetriebenen, unverzweigten Enden oder aber sogenannte Perückengeweihe. Die Kastration hat zunächst zur Folge, daß das bereits aufgesetzte Geweih vorzeitig abgeworfen wird, und an seiner Stelle wächst dann das abnorme Geweih. Alle diese Tatsachen wurden experimentell von *Fowler* an Cervus dama zutage gefördert; doch gesellen sich zahlreiche Gelegenheitsbeobachtungen hinzu, wo die Geschlechtsteile zufällig durch Schüsse zerstört oder verletzt worden waren, ohne das Tier zu töten. *Vauthler* (zit. nach *Rörig* 1899 a) hat auf diese Weise die Erfahrung gemacht, daß Verletzung nur eines Hodens Geweihabwurf und Entstehung des abnormen Geweihes auf derselben Körperseite bewirkt. *Rörig* aber lernte auch zahlreiche Fälle kennen, wo die erwähnten Folgen nach einseitiger Kastration auf der entgegengesetzten Körperseite aufgetreten waren. Hier sind wir also noch vollständig im unklaren, um so eher, als nicht nur Verwundung der Geschlechtsteile, sondern auch Beschädigung des Beckens und der Schulter, und zwar der dortigen Muskeln oder Knochen, ganz ähnliche Wirkungen auf die Geweihbildung erzeugen können (*Rörig* 1907). Wieder scheint es, als ob jede eingreifende Störung des Stoffwechsels, hier eine temporäre Verstärkung des Säftezustromes zur verwundeten, heilungsbedürftigen Stelle und Ablenkung von derjenigen Stelle, wo das schnellwüchsige Geweih ausgiebig ernährt werden sollte, die sogenannten sekundären Geschlechtsmerkmale in ihrer Entwicklung zu hemmen vermöchte, gar nicht in spezifischer Abhängigkeit von der Keimdrüse. „Es geht aber", sagt *Nußbaum* (1905 a, S. 60, 61) dazu, „aus dem mitgeteilten reichen Tatsachenmaterial das eine mit Sicherheit hervor, daß die pathologischen oder rudimentären Zustände und das Fehlen der Hoden nicht der einzige Faktor sind, welche von Einfluß auf die Geweihbildung sind. Da in den Fällen, wo Verletzungen des Körpers stattgefunden hatten, nur die abnorme Geweihbildung, nicht aber der Zustand der Genitalien beschrieben wurde, kann doch die Geweihbildung nicht ausschließlich von den Geschlechtsdrüsen abhängig sein. Sonst hätte

7*

ja in jedem Falle eine an die Verletzung eines Teiles etwa von Schulter- oder Beckengürtel sich anschließende Verbildung der Hoden nachgewiesen werden müssen. Wenn infolge von Verletzungen der Stirnzapfen (oder allenfalls des Schädels — Ref.) Mißbildungen der Geweihe beobachtet werden, so ist dies verständlich; denn wenn auch die Hoden in diesen Fällen ihren Einfluß geltend machen würden, so würde der Versuch doch an einem ungeeigneten Objekt unternommen werden. Nach dem Gesagten will es mir scheinen, als sei durch die bisher bekannten Versuche und Beobachtungen an den Geweihen der Cerviden nicht erwiesen worden, daß die Geweihe in ausschließlicher Abhängigkeit von den Geschlechtsdrüsen stehen.“ In dieser Beziehung scheinen mir die Beobachtungen *Rörig*s (1907) besondere Wichtigkeit zu beanspruchen, daß auch allgemeine Erkrankungen, insbesondere der Atmungs- und Verdauungsorgane, also Stoffwechselerkrankungen sowie Vergiftungen, endlich bakterielle und lokal-parasitäre Infektionen zu Geweihmißbildungen Veranlassung geben. Die weiteren Details müssen in den ungemein fleißigen Originalarbeiten *Rörig*s nachgelesen werden.

Rhumbler begründet durch anatomische und paläontologische Studien die Anschauung, daß die Ausgestaltung der Geweihform im letzten Grunde als gemeinsames Produkt des führenden Periost-Wachstumes und des Verlaufes der im Periost eingesenkten Blutgefäße zu betrachten sei. Verschiedene abnorme Geweihbildungen lassen sich so in einfachster Weise aus abnormaler Anordnung der Blutgefäße erklären; auch die Erklärung der Kümmer- und Mißbildungen nach Verletzung von Weichteilen oder Knochen der Hinterbeine wird wesentlich erleichtert: da sich diese Deformationen meist in diagonaler (kontralateraler) Richtung äußern, nimmt *Rhumbler* einen Nervenreiz in Anspruch, der aber das abnormale Wachstum nicht durch direkte trophische Wirkung, sondern mittelbar durch Beeinflussung der vasomotorischen Nerven Unregelmäßigkeiten in der Blutzufuhr zu den Stangen der anderen Seite hervorruft.

Von sonstigen Autoren, welche der Abhängigkeit zwischen Geweih bzw. Gehörn und Gonaden ihre Aufmerksamkeit geschenkt haben, sind zunächst *Caton* und *Holdich* zu erwähnen: auch sie stellten, und zwar an Antilopen und nordamerikanischen Hirscharten fest, daß bei ganz früher Kastration sich niemals Spieße, ja nicht einmal die Rosenstöcke entwickeln. Sind die Spieße schon zum Vorschein gekommen, so bleiben sie fellbedeckt und bilden sogenannte Perücken, die weder gefegt, noch abgeworfen werden. Kastration nach vollständiger Entwicklung der Spieße hat zur Folge, daß sie vorzeitig abgeworfen und im nächsten Jahre durch unvollkommene Geweihe mit Tendenz zur Perückenbildung ersetzt werden; letztere werden nochmals abgeworfen und dann nicht mehr ersetzt. Dies erinnert an später (im IV. Kapitel) zu besprechende Versuche *Bresca*s an kastrierten Tritonmännchen, die ebenfalls noch einen niedrigen Kamm entwickeln konnten, ehe er definitiv ausblieb. *Bresca* erklärte das Phänomen damit, daß eine Zeitlang nach der Kastration noch eine gewisse Menge Hodensubstanz im Blutumlaufe kreist. Unvollständige Kastration des nicht geschlechtsreifen Hirsches hat

zwar, nach *Caton*, eine schwächere Geweihformation zur Konsequenz; aber auch bei einseitiger Kastration ist dieser Effekt an beiden Seiten gleichmäßig wahrzunehmen.

Der Gabelbock (Antilocapra americana) ist bekanntlich das einzige Horntier mit periodischem Abwurf. Bei Böcken, die *Pocock* kastriert hatte, wachsen die Hörner nicht aufrecht, sondern krümmen sich vom Grunde aus nach vorwärts, dann nach abwärts und schließlich nach rückwärts, so daß sie nahe beim Auge endigen. Die vordere Gabelung ist fast vollständig unterdrückt. Das Abwerfen dieses Kastratengehörns unterbleibt und durch das fortgesetzte Wachstum der Hornscheide entstehen mit der Zeit sehr zusammengesetzte Schichten.

Beim Elentier, wo beide Geschlechter ein Geweih besitzen, ist dessen Entwicklung durch Kastration kaum merklich beeinflußt. Auch das Ren ist bekanntlich ein Hirsch, dessen Geweihbildung sich nicht auf das Männchen, den Renstier, beschränkt und auch hier ist das Geweih, wie *Tandler* (1910 b) zeigt, von der Geschlechtsdrüse fast unabhängig. Ja der vollständig kastrierte Renochse hat ein größeres, stärkeres Geweih, als der ebenso alte Renstier. Doch erfolgt der Geweihwechsel beim Renochsen nicht so rein und desto reiner, je schlechter die Kastration gewesen war. All das gilt auch von den kastrierten Renkühen, welche ebenfalls ihr Geweih periodisch erneuern.

Hirschkühe mit kranken inneren Genitalien oder ältere Hirschkühe, welche bereits steril geworden sind, neigen laut *Darwin* (1878) und *Rörig* (1900) zur Bildung eines Geweihes geringerer Stärke als beim Bock, und es fehlen diesen weiblichen Geweihen die sogenannten Rosenstöcke nahe oberhalb des Ansatzes, auch tritt kein Abwurf und Wiederersatz ein. Es gibt aber auch geweihtragende Rehricken (*Müller-Liebenwalde*) und Rottiere (*K. Brandt* 1910), horntragende Antilocapraweibchen und gehörnte weibliche Antilope bezoartica, die vollkommen fruchtbar sind, andrerseits ebensolche geweihlose Renkühe. Von zeugungskräftigen Hirschböcken ohne Geweih hatte ich schon bei früherer Gelegenheit (Kapitel III) berichten dürfen (letzteres auch nach *Seligmann*, Private Mitteilungen an *Marshall*, 1910, S. 305, Fußnote 2): wir erkennen dieselbe Gesetzmäßigkeit wie beim Frauenbart, wie bei weiblicher Hahnenfiedrigkeit, männlicher Hennenfiedrigkeit, wo auch sowohl Anzeichen von Degeneration, als selbstständiger, neuer oder atavistischer Rassenbildung vorliegen konnten.

Noch einmal knüpfen wir an die Tatsache an, auf welche zuerst *L. Hoffmann* aufmerksam gemacht hat, daß kastrierte Schaf- und Ziegenböcke ein kleineres Gehörn bekommen. Bei den Ochsen ist nämlich, wie jedermann weiß, gerade das Gegenteil der Fall, sie bekommen längere Hörner als der Stier, und *Sellheim* (1901) hat des genaueren festgestellt, daß dieser Längenzuwachs bei Ochsen der Simmenthaler Rasse im 5. Lebensjahre 15 *cm* betrug. Hier scheint ein Widerspruch zu liegen, der sich aber sogleich auflöst, wenn wir bedenken, daß bei Schaf und Ziege das Weibchen kürzere, beim Rind aber längere Hörner hat als das Männchen. Es

scheint also zunächst in beiden Fällen Annäherung an die weibliche Form vorzuliegen. So einfach ist die Sache trotzdem noch nicht, und gerade die Wandlungen der Hörnerform bei kastrierten Wiederkäuern liefern ein klassisches Beispiel dafür, welchen heimtückischen Irrtümern man bei Deutung der Ergebnisse unterworfen ist. Es erfährt nämlich, wie *Tandler* und *Keller* neuerdings in einer sehr instruktiven Arbeit (1910) festgestellt haben, auch das ohnehin schon längere Horn der Kuh durch die Kastration eine weitere Verlängerung. „Das Horn des weiblichen Kastraten", sagen die genannten Autoren, „ist durchschnittlich um 8 *cm* länger wie jenes der Kuh . . ., in seinen Dimensionen am Grunde übertrifft das Horn des weiblichen Kastraten das der Kuh im absoluten Maß merklich. Auch die relativen Maße ergeben im Durchschnitt einen kleinen Überschuß zugunsten des kastrierten weiblichen Tieres. Es darf aber in dieser Hinsicht nicht unerwähnt bleiben, daß das Horn der Kuh infolge der Ringbildung am Grunde schwächer ist, als sonst seinen weiblichen Proportionen entsprechen würde. Das Horn des weiblichen Kastraten ist also durchaus nicht. wie es etwa scheinen könnte, gröber als das Kuhhorn. In bezug auf seine Länge jedoch ist das Horn des weiblichen Kastraten, wie auch die ziffernmäßige Berechnung ergibt, schlanker und dünner wie jenes der Kuh." Fügen wir diesen Messungen, welche sich auf die Horndimensionen beziehen, noch Feststellungen in bezug auf die Hörnerform hinzu, so haben wir der Angabe *Sellheims* (1901) zu gedenken, wonach das Ochsenhorn gewundener ist als das des Stieres. Und *Tandler* und *Keller* (1910) schreiben hierüber folgendes: „Im großen und ganzen ist das Horn der Murbodener Kuh vom Grunde aus seitwärts, dann nach aufwärts und dabei etwas nach vorwärts und mit den Spitzen nicht selten ein wenig nach hinten gekrümmt. Beim weiblichen Kastraten dagegen ist das Horn an seiner Spitze stets ausgesprochen zurückgebogen. Man findet bei diesem Tier die Hörner im ganzen nicht selten mehr nackenwärts gerichtet als bei der Kuh. Von vorn betrachtet zeigt sich beim weiblichen Kastraten des öfteren eine mehr oder weniger an die Lyraform erinnernde Stellung der Hörner."

Tandler und *Keller* weisen darauf hin, daß die Steppenrinder stets längere Hörner haben als die Gebirgsrassen, und daß die ersteren der Urform des Rindes näher stehen. Da nun die Hörner kastrierter Rinder einer Gebirgsrasse länger wurden, gleichgültig, welches Geschlecht von der Operation betroffen worden war, sowie noch aus anderen Merkmalen ziehen *Tandler* und *Keller* den Schluß, daß durch die Kastration nicht nur die individuelle Jugendform, allerdings etwas verzerrt, erhalten bleibt, sondern daß auch die stammesgeschichtliche Jugendform zum Vorschein kommt. „Die Kastration bringt an beiden Geschlechtern durch Konvergenz eine gemeinsame Form hervor, welche, der Geschlechtscharaktere entkleidet, die asexuelle Form, also die des Sexus entbehrende Speziesform repräsentiert." Und wenn durch Kastration des einen Geschlechtes Merkmale zum Vorschein kommen, welche dem des anderen Geschlechtes ähneln, so tritt dies hiernach nur insoweit ein, als es zur

Konvergenz in jene asexuelle Grundform der Spezies beiträgt und nötig erscheint. Nur solche Charaktere des entgegengesetzten Geschlechtes treten beim Kastraten in Erscheinung, welche bei der Urform vermutlich noch beiden Geschlechtern gemeinsam waren und erst später durch alternative Vererbung ins ausschließliche Eigentum bloß des einen Geschlechtes übergingen. Wenn es auch ungewiß ist, ob diese Idee sich allgemein anwenden läßt, auch dort, wo in ganz besonders augenfälliger und ausgebildeter Form ureigenste Merkmale des entgegengesetzten Geschlechtes nach Kastration zum Vorschein kommen, so haben wir damit doch jedenfalls einen neuen fruchtbaren Standpunkt gewonnen, der, wie wir sehen werden, von den Ergebnissen der Züchtung vielfach unterstützt und verteidigt wird.

Weitere extragenitale Geschlechtsmerkmale der zu Nutzungszwecken am häufigsten kastrierten Haustiere sprechen sich in Hautanhängen, Behaarung und Befiederung aus. Wohl der erste, der die Kastrationsfolgen beim Haushahn sowie hahnenfiedrige Hennen, erpelfiedrige Enten wissenschaftlich beschrieb, war *Ch. Darwin* (1878). Kamm und Läppchen kastrierter Hähne schrumpfen laut *Hoffmann,* ebenso laut *Sellheim* (1898) die Ohrscheiben. All diese Hautteile werden nach *Sellheim* bei Kapaunen sogar kleiner als bei Hennen und zeigen nicht mehr ihr lebhaftes Rot, sondern verblassen. Hingegen sind die Sporen bei Hahn und Kapaun entweder gleich groß oder sogar bei letzterem etwas größer. Auch die prächtigen sichelfömig gekrümmten Schwanzdeckfedern des Hahnes werden laut *Sellheim* beim Kastraten noch länger, das ganze Gefieder überhaupt reicher; und während einige Male angegeben worden war, daß Kapaune nicht oder nicht regelmäßig mausern, sah *Sellheim* die ganz gewöhnliche Periode des Federwechsels eintreten. *Rieger* kam auf Grund dessen zu dem Schluß, daß die Kastrationsfolgen bei den Hähnen überhaupt keine so besonders auffallenden seien, sondern daß die als Konsequenzen der Kastration beschriebenen Erscheinungen von betrügerischen Kapaunschneidern künstlich erzeugt werden. So sagt *Öttel*, daß man „den Kapaunen Kamm und Läppchen abschneidet, um sie als solche kenntlich zu machen; auch zieht man ihnen gewöhnlich die beiden Sichelfedern des Schweifes aus, damit sie letzteren gesenkt tragen und sich als stille Dulder repräsentieren“. *Foges* (1902) meint wohl mit Recht, daß dies weniger für *Rieger*s Meinung von wenig auffallenden, natürlichen Kastrationsfolgen spreche, sondern für das häufige Mißlingen einer totalen Kastration, in welchem Falle die Züchter künstliche Kapaunen schaffen, die bei gehöriger Mast für wirkliche Kapaunen gehalten werden mußten. Denn die (auch *Sellheim* und *Foges*) nicht gerade häufig gelingende, restlose Entfernung der Hoden hat doch recht auffallende Veränderungen in der äußeren Erscheinung des Hahnes zur Folge, und zwar gerade solche Veränderungen, wie sie von den schwindelhaften Händlern durch Verstümmelungen nachgeahmt werden: Kamm und Läppchen stark geschrumpft und blaß; „die Sporen können ebenso groß wie beim Hahne werden“, sind aber mitunter kleiner; „die Hals- und Sichelfedern sind manchmal so lang wie beim

Hahne“, manchmal aber auch kürzer; „es besteht starker Fettansatz; die Stimme ist heiser“ (*Foges* 1902, S. 42). *Foges* hat ferner die Erfahrung gemacht, daß seine kastrierten Hähne den Schwanz nicht so hoch aufrichten wie ein normaler Hahn, sondern ihn mehr gesenkt tragen. Auch haben nach *Foges* die Kapaune einen schwerfälligeren, watschelnden Gang. Andrerseits genügt nach demselben Autor, mit welchem auch die Erfahrungen von *Hanau* und *Sellheim* übereinstimmen, ein minimales Hodenstück, welches absichtlich oder versehentlich bei der Operation zurückgelassen wurde, zur Erhaltung der männlichen Attribute in unverändertem Zustande, wobei allerdings speziell nach den Befunden von *Foges* (1902) die Größe des zurückgebliebenen oder vom ursprünglichen Rest aus regenerierten Hodenstückes zum Grade des Erhaltenbleibens der männlichen Attribute in direkter Proportionalität steht.

Poll kastrierte zehn erwachsene Erpel der Stock- und der Pfeifente mit Anwendung aller Kautelen für Entfernung des ganzen Hodens und Schonung der genitalen Hilfsapparate. Niemals ergab sich eine Veränderung in Prachtkleid, Stimme und Benehmen gegen Enten. Die Mauser trat in der Regel etwas verfrüht ein, aber einer der kastrierten Erpel unterzog sich Jahr für Jahr regelrecht der Sommermauser, um dann wieder sein altes Prachtkleid anzulegen. *Goodale* kastrierte sieben Erpel und fünf Enten und kam zu abweichenden Resultaten: zwar bewirkte die Hodenentfernung nicht die Annahme weiblicher Charaktere, wohl aber meist den Verlust des männlichen Charakters. Das männliche Prachtkleid blieb nach vorzeitiger Sommermauser aus (analog: vorzeitiger Geweihabwurf und Nichtneuaufsetzen der kastrierten Hirsche). Entfernung des Ovariums aber brachte den allmählichen Austausch des weiblichen mit dem männlichen Gefieder.

Sogenannte Hahnenfiedrigkeit oder Arrhenoidie bei Hennen, und Hennenfiedrigkeit oder Thelyidie bei Hähnen kommt nach *Hunter* (Fasan) und *A. Brandt* als Begleiterscheinung der senilen Degeneration, als Folge von Verlust, krankhafter oder hermaphroditischer Entartung der Gonaden vor, aber auch als selbständige Variabilität bei völlig normaler Geschlechtsfunktion. Das letztere ist theoretisch überaus wichtig: es ist ein Analogon zu den füher berichteten Beispielen fruchtbarer geweihloser Hirschböcke, fruchtbarer geweihtragender Hirschkühe und bärtiger Menschenfrauen, wo der Bart sowohl ein Anzeichen von Rassendegeneration bei gestörten, als auch von Rassenneubildung oder Rassenrückschlag (Atavismus) bei ungestörten Ovarialfunktionen bedeuten konnte. Allerdings war er im ersteren Falle mit Auftreten der männlichen Behaarung auch am übrigen Körper gepaart, während im letzteren Falle hier der weibliche Behaarungstypus überall rein erhalten blieb. Ob eine ähnliche Lokalisation der neuen Rassenmerkmale, welche mit gewissen Sexualattributen des entgegengesetzten Geschlechtes übereinstimmen, auch bei hahnenfiedrigen Hennen und hennenfiedrigen Hähnen zu konstatieren wäre, dürfte nicht genügend untersucht sein. *Gurney* sagt, daß die Hahnenfiedrigkeit bei Hühnervögeln

meist, bei Sperlingsvögeln aber nicht der Regel nach mit Unfruchtbarkeit (also Ovarialdefekten) zusammenhänge, auch könne sie nur eine zeitweilige sein, offenbar bei vorübergehenden Störungen der Ovarialfunktion. *Gurney* erwähnt u. a. Beispiele von Birkhuhn, Wildente, Pfeifente, Merganser.

Die Mähne des Wallachen und des Ochsen soll weniger reich sein als die des Hengstes und des Stieres. *Tandler* und *Keller* finden bei den kastrierten Murbodener Kühen nicht selten einen stärker entwickelten Stirnschopf, der weiter in die Stirn hinunterreicht, sowie dichtes und grobes, gekräuseltes Haar auf der groben, schweren Stirnhaut, und fügen diese Merkmale denjenigen hinzu, durch welche der weibliche Kastrat von Geschlechtstieren beiderlei Geschlechtes abweicht, dafür aber eine um so größere Ähnlichkeit mit dem männlichen Kastraten gewinnt.

Von extragenitalen Geschlechtsmerkmalen, deren Entstehung mit Hilfe der Kastrationsmethode zu analysieren versucht wurde, sind uns nur noch die Brunftschwielen der Froschlurche zu besprechen übrig geblieben. Es ist dies ein Merkmal, welches bei männlichen Fröschen und Kröten meist an der Vorderextremität, und zwar am „Daumen" (morphologisch richtig „Zeigefinger") oder einem weiteren, inneren Finger, bei gewissen Gattungen (Bombinator) auch an der Innenfläche des Unterarmes sowie an der Hinterextremität (Unterseite der zweiten und dritten Zehe), am deutlichsten zur Fortpflanzungsperiode auftritt und somit einer jährlichen Evolution und Involution unterliegt. Zur Laichzeit bedeckt sich die Innenseite der betreffenden Finger mit rauhen, spitzhöckerigen, meist dunkelschwarz verfärbten Hautwucherungen, die bei der Umklammerung als Mittel, das Weibchen im Wasser festzuhalten, wo die Haut der Froschlurche, auch der bewarztesten Kröten alsbald eine schlüpfrig-schleimige Beschaffenheit annimmt, vielleicht auch als Reizmittel, als Kitzel bei den reibenden, der Eiausstoßung und dem Samenerguß vorausgehenden Begattungsbewegungen eine große Rolle spielen. Über das Zustandekommen dieser Brunftschwielen, namentlich betreffs der Entscheidung, ob es durch Nerveneinfluß oder innere Sekretion erfolge, hat besonders *Nußbaum* (1905 b, 1909 a, b etc.) schöne Untersuchungen geliefert, deren Schwergewicht aber mit Hilfe der Transplantationsmethode erreicht wurde. Da wir es vorläufig nur mit reiner Kastration zu tun haben, sind die hierher gehörigen Ergebnisse *Nußbaums* und seiner Vorgänger bald erledigt. Durch *Gerhartz* (1905) wurde zunächst festgestellt, daß einseitige Kastration hier gar keine Wirkung ausübt: beide Brunftschwielen entstehen wie normal. Nachherige Sektion einseitig kastrierter Frösche — verwendet wurde der braune Land- oder Grasfrosch (Rana temporaria) — ergab, daß der zurückgelassene Hoden sich auf etwa das doppelte seines ehemaligen normalen Volumens vergrößert hatte, somit die Erscheinung der kompensatorischen Hypertrophie zeigte und die Leistungen des zweiten, entfernten Hodens mit übernommen hatte, wozu ihn sein gesteigertes Wachstum befähigte. *Nußbaum* (1905 b) deutet den Versuch einseitiger Kastration im Sinne eines Wahrscheinlichkeitsbeweises, daß die Brunstorgane durch einen rein chemischen

Einfluß zum Wachsen angeregt werden; denn sie wachsen beidseitig. obwohl die Nerven des entfernten Hodens nicht mehr erregt werden können. Beiderseitige Kastration hingegen bewirkt Verkleinerung der bereits angelegten Brunftschwielen und endgültiges Aufhören ihrer Evolutionsperiode. Wie wir aber wissen, gibt es auch Fälle von bloß lateraler oder kontralateraler Wirkung einseitiger Kastration — Fälle, die nicht einfach als unglaubwürdig bezeichnet werden dürfen, wie *Biedl* dies getan hat, — schon nicht mit Rücksicht auf die sicheren, noch zu besprechenden Beispiele der halbseitigen Zwitter. Andrerseits erscheint häufigere Wiederholung auch der beiderseitigen Kastration noch wünschenswert in bezug auf Beobachtungen von *Steinach* (1894, 1910), wonach die Brunft im Zusammenhang mit Schwielenvergrößerung selbst bei vollständig kastrierten Fröschen alljährlich wiederkehrt.

Sehr wichtig ist die Beobachtung, daß ähnlich wie bei den Hirschen auch ganz andere Einflüsse und Eingriffe als die Kastration das Ausbleiben der Brunftmerkmale und Brunftreaktionen bewirken können. Nicht schärfer definierbare Bedingungen der Gefangenschaft genügen allein schon oft, um Fische, Frösche und Tritonen nie wieder brünftig werden zu lassen; dabei handelt es sich aber gewiß nicht um „Impotente" im Sinne *Steinach*s (1910), da die betreffenden Tiere frischgefangen vollbrünftig gewesen waren. Es handelt sich vielmehr um Fälle ähnlich den von *Darwin* (1878) beschriebenen, wo Domestikation mit Abnahme oder Erlöschen der Fruchtbarkeit einhergeht; gerade die best eingewöhnten, zahmsten Tiere zeigen recht oft die in Rede stehende Erscheinung. In anderen Fällen ist man besser imstande, die Ursachen der ausbleibenden Brunft anzugeben: sowohl dauernde Unterernährung (siehe auch *Gerhartz* 1906 und *Harms*), als Mast (*Kammerer,* unpubliziert) mit ihrer im Gefolge auftretenden übermäßigen Entwicklung des Fettkörpers bewirken, daß solche Frösche und Kröten nie wieder Brunftschwielen, hypertrophierte Armmuskeln, Salamander und Molche nie wieder Schwellungen des Kloakenwulstes, Kämme usw. bekommen. Auch schwere, besonders mit Blutverlusten verbundene Operationen aller Art (Bein- und Kieferamputationen, Lungenexstirpation, Rectumexcision) und Krankheiten (tetanieähnliche Krämpfe, Mastdarmvorfall, Geschwüre an verschiedenen Hautstellen, besonders an der Schnauzenspitze), auch wenn sie vollkommen ausheilen und das Tier mehrere Jahre lebt, hemmen in der Regel, wenn auch nicht ausnahmslos das nochmalige Auftreten der Brunft. Bei Keimdrüsentransplantationen, wo die operierten Tiere sich nachher fortpflanzen sollten, trat mir dies als schweres, obschon, wie gesagt, nicht jedesmal unwiderrufliches und daher nicht unüberwindliches Hindernis entgegen. Solche Tiere sind aber nicht nur dem Fortpflanzungsakt durchaus abgeneigt und bar jedweder Brunftcharaktere, sondern auch in ihrem ganzen Körperbau nehmen sie Kastratenhabitus an: vor allen Dingen zeigt sich — natürlich abgesehen von allzu knapp ernährten oder reichlichere Nahrungsaufnahme verweigernden Tieren — gewaltiger Fettansatz, der die aussetzende Funktion der Gonaden mit

größter Regelmäßigkeit begleitet, bzw. auch hervorruft und dann ungemein die Entscheidung erschwert, ob wir den Kastratenhabitus nicht doch unmittelbar jener Unterfunktion und nur mittelbar der damit verbundenen oder selbst vorausgegangenen Mästung zuzuschreiben haben; ferner zeigt sich aber auch, und zwar dies gerade bei mageren Exemplaren, ein Länger- und Grazilwerden der Extremitäten, besonders auffallend an den Hinterextremitäten der Frösche. Daß dies bei Amphibien im Gegensatze zu den Säugetieren noch im „erwachsenen" Zustande eintritt, darf nicht wundernehmen, weil die Amphibien bis an ihr Lebensende an Größe zunehmen, das Knochenwachstum also nie seinen völligen Abschluß erreicht.

Welcher Umschwung in den Auffassungen der Biologie sich im Verlaufe weniger Jahre geltend machen kann, dafür bietet das Kapitel „Kastrationsfolgen an den Genitalorganen" ein hübsches Beispiel: *Möbius*, dessen zusammenstellende Abhandlung über die Wirkungen der Kastration zuerst im Jahre 1903 (2. Aufl. 1906) erschien, schreibt hierzu: „Über die Veränderungen der äußeren Geschlechtsteile nach Kastration männlicher Tiere habe ich etwas Zuverlässiges nicht gefunden; ich habe aber auch nicht viel gesucht, weil mir die Sache nicht sehr wichtig zu sein schien. Im übrigen kommt es auch bei den Tieren zu Schwund der Prostata, der Samenblasen usw."

Bei kastrierten Ratten sind die Vesiculae seminales laut *Steinach* (1910) Miniaturgebilde, 4—5 statt 40 *mm* lang, leer und schlaff statt strotzend von gelbem, gerinnungsfähigem Sekret. Nach einseitiger Kastration des braunen Grasfrosches sah *Gerhartz* (1905) keine Wirkung auf die hier sehr deutlichen Samenblasen eintreten; beidseitige Operation bewirkt jedoch nach *Nußbaum* (1905b) deren Verkleinerung und endgültiges Aufhören ihres jahresperiodischen Zu- und Abnehmens.

Die Prostata ist nach *Steinach* (1910) bei kastrierten Rattenmännchen makroskopisch überhaupt nicht mehr zu sehen, während sie normal eine große, lappige, perlgrau durchschimmernde und sekretreiche Drüse darstellt.

Der Penis von *Steinach*s Rattenkastraten „ist kurz, dünn; an der Spitze tritt der weiße, fächrige Penisknorpel frei zutage; eine Eichel ist nicht angesetzt; die Spitze des Penis gleicht vielmehr einem Querschnitt, — in der Mitte der Knorpel, außen der rote dünne Saum des unentwickelten Schwellkörpers. Der Penis des Normalen ist lang, dick, vorstülpbar; der Penisknorpel vollkommen umwachsen vom kräftigen Schwellkörper, der mit seinem abgestutzten Ende den eichelartigen Abschluß des Penis bildet".

Die *Cowper*schen Drüsen, von denen es zweifelhaft war, ob sie überhaupt zum Genitalapparat gehören, wurden von *Schneidemühl* an Rindern und Schweinen untersucht, welche wenige Wochen nach ihrer Geburt kastriert worden waren; bei Ochs und Stier waren sie gleich groß, was aber bei 5jährigen Ochsen durchaus nur auf Rechnung des periglandulären Bindegewebes zu setzen war, während beim Stier das weitere

Wachstum der Drüsenacini und Drüsengänge stattgefunden hatte. Beim Schwein aber waren die *Cowper*schen Drüsen des nichtkastrierten Ebers schon makroskopisch viel größer.

Was nun die weiblichen Genitalien der Wirbeltiere anbelangt, so bemerkt *Möbius* (1906), daß Gebärmutter, Eileiter und Mutterbänder nach der Kastration ganz allgemein schrumpfen. Bei den kastrierten Murbodener Kühen fanden *Tandler* und *Keller* den Uterus infantil. *Carmichael* und *Marshall* (1907) fanden Uterus und Tuben kastrierter Kaninchen nach $6^1/_2$ Monaten in fibrösem, drüsenlosem Zustand, das Epithel sehr verdünnt, die Muskelfasern atrophiert, nur noch ein paar kleine Capillargefäße zu sehen. Waren aber die Ovarien ganz junger, unreifer Kaninchen entfernt worden, so bewies die Sektion der mittlerweile herangewachsenen Tiere, daß Uteri und Tuben, wenngleich infantil, so doch immerhin bis zu einem gewissen Maße gewachsen waren; die erwachsenen Kaninchen besaßen jetzt Uteri in der Größe derer, wie sie normale Ratten haben. Der Versuch gewinnt Bedeutung dadurch, daß ungewöhnliche Sorgfalt darauf verwendet wurde, die zum Uterus führenden Blutgefäße, insbesondere den betreffenden Ast der Ovarialarterie zu schonen. Exstirpation des Uterus hatte keinen Einfluß auf das Wachstum des Ovariums.

Die Brunst weiblicher Frühkastraten schwindet im allgemeinen, und dasselbe gilt von männlichen Frühkastraten. Doch machte sich bei *Steinach*s Rattenfrühkastraten zur Pubertätszeit „eine schwache heterosexuelle Neigung geltend; es kommt zur sicheren Erkennung des brünstigen Weibchens, zum Verfolgen und Beriechen desselben und eine kurze Weile zum Spielen und Werben; aber es fehlt jede Heftigkeit und Ausdauer des Triebes, es fehlt die Betätigung — die Erektionsfähigkeit und Begattung“.

Höchst bemerkenswert sind die Veränderungen, welche die Kastration von Haussäugetieren an Brustdrüse und Brustwarze, an Mamma und Mammilla zur Folge hat. Sie werden mit Rücksicht auf ihren besonderen Ausfall am besten für beide Geschlechter gemeinsam besprochen. Bereits bei früherer Gelegenheit war erwähnt worden, daß die Ovariotomie älterer Kühe eine längere Dauer und reichlichere Absonderung von Milch im Gefolge hat *(Nüesch-Flawil, Volet)*; daß also eine Erscheinung eintritt, die in ähnlicher Weise nach Abschluß jeder Schwangerschaft hervorkommt, wenn die vor kurzem neugeborenen Jungen gestillt werden müssen, und die in einer ganzen Anzahl von Fällen auch bei Kastration geschlechtsreifer Männer in Form der sogenannten Gynäkomastie beobachtet worden ist. In letzter Zeit (Oktober 1911) wurde in Wiener Kinematographentheatern das lebende Bild eines unzweifelhaften Ziegenbockes (mit mächtigem Bart und Gehörn) gezeigt, der ein großes, etwas abweichend gestaltetes, sichtlich milchgeschwelltes Euter besaß. Sogar die Milchqualität, nicht bloß die Quantität und Laktationsdauer, wird durch Kastration verbessert, wie unter anderen *Oceanu* und *Babes* für Ziegen gefunden haben. Die Parallelität vieler Erscheinungen post castrationem mit denjenigen post graviditatem ist überhaupt eine sehr auffällige, be-

zeichnende und wird uns noch zu beschäftigen haben. Im Gegensatz zur reicheren Milchabsonderung altkastrierter Kühe steht das Verkümmern der Brustdrüsen nach Kastration weiblicher Tiere in früher Jugend. Wiederum im Gegensatz dazu stehen die Befunde von *Sellheim* (1901) an 111 Ochsen der Simmenthaler Rasse, die im Alter zwischen 6—8 Wochen kastriert worden waren; das Gewebe der Milchdrüse und die Brustwarzen zeigten hier überall starkes Wachstum, und bis zum 5. Lebensjahre war dies ein beständig zunehmender Unterschied gegenüber den Stieren. *Lingel* u. a. haben bei solchen Ochsen sogar Milchabsonderung beobachtet, also genau so, wie dies auch von gynäkomasten Männern berichtet wurde. *Kehrer* sowie *Alterthum* machen ganz klar die Unterscheidung zwischen Frühkastration weiblicher Tiere, wobei die Brustdrüsen verkümmern, und Spätkastration, wobei sie erhalten bleiben oder sogar zunehmen und Colostrum absondern. Ohne Berücksichtigung der Transplantation (Kap. VI) kann das Phänomen nicht verstanden werden. All diese Erscheinungen an den Brüsten und den eigentlichen Genitalien treten jedoch, wie *Sellheim* (1901), *Hanau* und *Foges* (1908) übereinstimmend an ihren jeweiligen Versuchsobjekten erfahren haben und wiederholt betonen, nur dann ein, wenn die Kastration vollständig gelungen ist. Unvollständige Kastration, bei welcher Gonadenfragmente zurückblieben, erhält die geschlechtlichen Insignien.

Alle bisherigen Ergebnisse betrafen Wirbeltiere; von wirbellosen Tieren sind bis jetzt nur Arthropoden (Insekten und Crustaceen) herangezogen worden, und die an ihnen gemachten Beobachtungen nehmen in gewisser Beziehung, mehr scheinbar als wirklich, eine Ausnahmsstellung unter den übrigen Kastrationsresultaten ein, weshalb ich sie gesondert zur Darstellung bringe.

Unter den experimentellen Arbeiten, welche sich mit Insekten beschäftigen, stehen diejenigen von *Oudemans, Kellogg, Meisenheimer* und *Kopeć* obenan. Sie behandeln allesamt Schmetterlinge, zumeist den mit starkem Geschlechtsdimorphismus ausgestatteten Schwammspinner (Ocneria oder Lymantria dispar); nur *Kellogg* verwendete den Maulbeerspinner (Bombyx mori), wo Männchen und Weibchen ebenfalls deutlich verschieden sind, *Kopeć* nebenbei den Kohl- und Rübenweißling (Pieris brassicae und napi) und neuerdings noch mehrere andere Arten. Betrachtet man nur die Zusammenfassung und Schlußbemerkungen der Autoren sowie die in den verschiedenen Zentralblättern erschienenen Referate, so würde man glauben, daß die Resultate der aufgezählten Arbeiten vollständig miteinander übereinstimmen, und zwar in dem merkwürdigen und von den Befunden an Wirbeltieren fundamental abweichenden Sinne, daß ein Zusammenhang zwischen Gonaden und Geschlechtsmerkmalen, eine Abhängigkeit der letzteren von den ersteren überhaupt nicht besteht. Kastriert werden ganz junge Raupen, und etwaige Veränderungen wären an den fertigen Faltern zu erwarten, sobald sie aus der Puppe schlüpfen. Die Kopulationsapparate gonadenloser Schmetterlinge waren nun aber von denen normaler nicht zu unterscheiden; auch

war kein Unterschied in bezug auf Geschlechtstrieb und sonstige Geschlechtsinstinkte zu bemerken: die Tiere begatteten sich, als ob nichts vorgefallen wäre, und die Weibchen des Schwammspinners, welche bekanntlich die Gewohnheit haben, bei der Eiablage die Haare von ihrem Hinterleib abzureiben und ihre Eier damit zu bedecken, wodurch das bekannte schwämmchenartige Gebilde entsteht, verfertigten aus ihrer Abdominalwolle das übliche Schwämmchen auch im kastrierten Zustande, also ohne Eier — wenn sie vorher von einem Männchen begattet worden waren; dabei blieb es wieder gleichgültig, ob dies ein normales oder ein kastriertes Männchen gewesen war. Ebenso blieben alle Formmerkmale, welche die beiden Geschlechter der zur Verwendung gelangten Schmetterlinge äußerlich unterscheiden lassen, wie Größe, Gesamtgestalt, Ausbildung der Fühler, vollständig unbeeinflußt. Von Farbmerkmalen sehen wir diejenigen des Kohl- und Rübenweißlings in den Versuchen von *Kopeć* unverändert bleiben: die Weibchen dieser Weißlinge haben 2 schwarze Flecke auf der Oberseite der Vorderflügel, das Männchen des Rübenweißlings nur einen, das des Kohlweißlings gar keinen Fleck. Diese im Vergleich zum Weibchen charakteristische Einschränkung der schwarzen Zeichnung trat bei kastrierten Männchen ganz ebenso auf wie bei nicht kastrierten.

Soweit war also wirklich gar kein Einfluß der Gonade zu sehen. Es zeigen jedoch weibliche Schwammspinner, welche auf frühem Raupenstadium von *Meisenheimer* (1907) und *Kopeć* (1908) kastriert worden waren, eine größere Variabilität als die Männchen, was schon an sich der Regel widerspricht, wonach die Männchen stärker variabel zu sein pflegen. Weitere Handhaben gewährt jedoch die Richtung, in der sich diese Variabilität bewegt. Die Grundfarbe der Flügel bei normalen Schwammspinnerweibchen ist weiß, höchstens leicht gelblich getönt; bei weiblichen Kastraten verdüsterte sie sich, die kastrierten weiblichen Raupen lieferten Schmetterlinge, deren beide Flügelpaare mehr oder minder ins Gelblichbraune spielten. somit eine Annäherung an die braune Flügelfärbung des Männchens zu dokumentieren schienen. Freilich weist insbesondere *Kopeć* (1910) darauf hin, daß der farbige Anflug des weiblichen Flügels auch unter normalen Faltern vorkommt und daß er diesbezüglich je nach dem Fangort, woher die Raupen stammten, Verschiedenheiten gesehen habe; muß aber gleich darauf zugeben, daß er seine Versuchstiere nicht nach Fundorten getrennt gehalten habe, so daß sich aus den Kastrationsergebnissen absolut nicht folgern läßt, ob die vielfach beobachtete Verdüsterung etwas mit dem Fundort zu tun habe. Weit wahrscheinlicher ist es, daß die Kastration damit zu tun hat oder mindestens dazu beiträgt, denn *Meisenheimer* (1908 a) versichert ausdrücklich, jene Verdüsterung sei bei kastrierten Weibchen viel häufiger als bei normalen. Hierzu kommt nun noch, daß umgekehrt die kastrierten Männchen bei *Meisenheimer* eine Aufhellung ihrer bräunlichen Flügelfärbung zeigten, also Annäherung an den weiblichen Färbungstypus; die männlichen Kastraten mit helleren und die weiblichen mit dunkleren

Flügeln begegnen einander auf halbem Wege und konvergieren zu einer asexuellen Sonderform, ganz analog den Beobachtungen von *Tandler* und *Keller* an Rindern. Die Erfahrungen von *Kopeć* an kastrierten Schwammspinnermännchen lauten freilich wieder anders: „Höchstens hätte ich zu bemerken“, sagt *Kopeć* (1910) wörtlich, „daß der Prozentsatz sehr dunkler, besonders stark und schön gezeichneter Männchen unter den Kastraten größer ist, obwohl stark melanotische Stücke auch unter normalen keineswegs fehlen.“ Während also *Meisenheimer* aus kastrierten männlichen Schwammspinnerraupen auffallend helle Falter ausschlüpfen sah, erzog *Kopeć* aus ebensolchen Raupen besondere dunkle. Daraus mag man ersehen, daß die in Sammelreferaten vielgerühmte Übereinstimmung in den Schmetterlingsversuchen noch keineswegs eine vollständige und befriedigende genannt werden darf.

Ein deutlicher Einfluß der Kastration von Lymantria dispar zeigte sich in den Versuchen von *Meisenheimer* und *Kopeć* schließlich auch noch an den inneren Genitalien. Bei den meisten Männchen, welche nur eines Hodens beraubt worden waren, war „das lose Vas deferens kürzer, zuweilen sogar erheblich kürzer als der Samenleiter der intakten Körperhälfte, was auf ein Abhängigkeitsverhältnis zwischen dem Vorhandensein der Gonade am Ende des Ausführungsganges und der normalen Entwicklung desselben hinweist. Die recht verschiedene Gestaltung der Anschwellungen an den losen Enden dürfte bloß als eine Folge des durch den operativen Eingriff bedingten Insultes der Organanlage aufzufassen sein. Der in den Raupen zurückgelassene Hoden entwickelt sich makro- und mikroskopisch vollständig normal.... Bei vollständig kastrierten Weibchen“, fährt *Kopeć* (1910) fort, „habe ich die Beobachtung gemacht, daß bei einigen Faltern der Drüsenschlauch des Receptaculum seminis in der Gestalt von dem normaler Weibchen ziemlich stark abwich. Ähnliches hat bereits *Meisenheimer* beobachtet und suchte es auf den Einfluß der Kastration zurückzuführen. Indessen bin ich zu der Überzeugung gekommen, daß die erwähnten Abweichungen in der Ausbildung des Drüsenschlauches von der Kastration durchaus unabhängig sind, da auch an einigen normalen und gesunden, im Freien gesammelten Exemplaren gleichfalls ähnliche bedeutende Deformierungen dieses Organs zu sehen waren wie bei Kastraten“. Völlig beweisend ist dieses letzte Gegenargument von *Kopeć* nicht, solange wir nicht erfahren, ob der Prozentsatz von Kastraten mit verändertem Receptaculum ebenso klein war wie derjenige analog veränderter, nicht kastrierter Tiere, und ob letztere hinsichtlich ihrer Gonade und Gonadenfunktion wirklich und nachweislich ganz normal waren. Warum sollte z. B. die bei den Vertebraten so häufige Erscheinung des Eunuchoidismus nicht auch bei Arthropoden vorkommen? Ich bin auf diese Darlegungen von *Kopeć* so ausführlich eingegangen, um zu zeigen, daß die negativen Resultate der Insektenkastration nicht immer daran liegen, daß wirklich keine Kastrationsfolgen zur Wahrnehmung gelangten, sondern bisweilen auch daran, daß die Autoren, vielleicht unter Suggestion der grundlegenden Versuche von *Oudemans,* einem hiervon abweichenden, etwaigen positiven

Versuchsausfall mehr oder weniger mißtrauen zu müssen glaubten. Die neueste, ungemein sorgfältige Arbeit von *Kopeć* (1911 b) bestätigt freilich an großem Material und allen erdenklichen Versuchsvariationen die Unabhängigkeit zwischen Geschlechtsorganen und Geschlechtsmerkmalen, aber auch hier finden sich Resultate, die erst einer gewissen Umdeutung bedürfen, damit sie sich dem Gesamtergebnis in seiner ganzen Allgemeinheit fügen; da ihr Schwerpunkt in der Transplantationslehre liegt, sollen sie erst dort (Kap. VI) berücksichtigt werden.

Vollends gewinnt man aus den Mitteilungen von *Regen,* der Larven der Feldgrille (Gryllus campestris) kastriert und gefunden hat, daß sie ihre sämtlichen Sexualattribute als Imagines unverändert beibehalten, den Eindruck, daß seine Tiere ganz unvollständig kastriert waren. Seine Operationsmethode bietet nicht die mindeste Gewähr für vollständige Entfernung der hier riesigen Geschlechtsdrüsen, wie sie behufs Erlangung klarer Resultate in erster Linie erforderlich ist. Unvollkommene Kastration könnte übrigens schon in einigen Fällen der von den früher genannten Autoren vorgenommenen Raupenkastration unterlaufen sein. Nicht einwandfrei ist z. B. die Methode von *Kellogg,* der die Gonadenanlage einer Seidenspinnerraupe mit Hilfe einer heißen Nadel zerstörte. Dabei mögen öfters Reste des betreffenden Keimbezirkes zurückgeblieben und sich weiter differenziert haben, wenn sich auch in den von *Kellogg* untersuchten Exemplaren nichts davon fand. Die übrigen Autoren, *Oudemans, Meisenheimer* und *Kopeć* schneiden die Gonade heraus, wobei ein derartiges Mißgeschick weniger leicht vorkommen kann, obwohl es der ganzen kompliziert-verzweigten Form nach bei den Ovarien schließlich auch passieren könnte. Verdächtig ist es, wenn *Oudemans* mehrere Male beobachtet, daß normale Schwammspinnerweibchen, die von kastrierten Männchen begattet worden waren, Eier legten und daß diese Eier sich normal entwickelten. Nun ist freilich gerade beim Schwammspinner auch schon Parthenogenese festgestellt worden, und *Oudemans* nimmt an, daß es sich hier um jungfräuliche Entwicklung gehandelt hat. Regel indessen ist es beim Schwammspinner durchaus nicht, daß unbefruchtet abgelegte Eier sich weiter entwickeln.

Quackenbush erhielt in Zuchten der Taufliege Drosophila, wo Weibchen und Männchen sonst in gleichem Verhältnis erscheinen, aus unbekannter Ursache mehrmals Bruten, die aus lauter Weibchen oder aus lauter Männchen bestanden. Wenigstens äußerlich erschienen sie so, auch die Kopulationsorgane und der Geschlechtstrieb waren normal. Da die Begattungen aber fruchtlos blieben, wurden die Gonaden mikroskopisch untersucht, und nun zeigte es sich, daß die Ovarien rudimentär, die Hoden aber vollkommen abwesend waren. Es handelte sich somit um Kastration durch irgend einen, nicht näher eruierbaren Faktor (Temperatur? Mikrosporidien?), und auch bei diesem Insekt waren die Genitalarmaturen und sexuellen Instinkte dadurch in keiner Weise verändert worden.

Alle noch übrigen Untersuchungen, welche über Kastration von Arthropoden vorliegen, sind nicht experimentell, sondern stützen sich auf die

Zerstörung der Gonaden durch Schmarotzer. *Giard* hat dies parasitäre Kastration genannt und selbst mehrere wertvolle Beiträge zur Kenntnis dieser Erscheinung geliefert. Kurz nach der embryonalen Periode, also in frühester Jugend, werden Krabben von Angehörigen der schmarotzenden Asselfamilie der Bopyriden befallen und immer mehr ausgefressen, wobei auch die Ovarien oder Hoden dem Schmarotzer zum Opfer fallen. Die Schmarotzer werden erwachsen und geschlechtsreif zu einer Zeit, um welche gerade auch der Wirt hätte geschlechtsreif werden müssen, wenn er nicht durch seinen Parasiten kastriert worden wäre. Die kastrierten Krabbenmännchen nehmen mehr oder weniger die äußeren morphologischen Charaktere der Krabbenweibchen an, verlieren den Geschlechtstrieb und auch ihre sonstigen Instinkte, werden weibchenähnlich, was sich merkwürdig genug darin äußert, daß sie an dem Parasiten gleichsam Brutpflege ausüben, ihn durch Annahme der Verteidigungsstellung mit drohend emporgerichteten Scheren gegen Feinde zu verteidigen suchen und ihn überhaupt so behandeln, wie ein Weibchen seine Eier behandeln würde, die sich auf der Unterseite des eingeklappten Krabbenabdomens befinden, an der nämlichen Stelle, welche jetzt der Parasit okkupiert. Sind Weibchen von dem Parasiten befallen worden, so verändern sie sich morphologisch nicht und auch ihre Instinkte bleiben, nur daß sie sich jetzt ebenfalls dem Parasiten, statt den an derselben Stelle zu erwartenden Eiern widmen. Der Brutpflege- und Schutzinstinkt, welchen die kastrierten Krabbenweibchen dem Schmarotzer zuwenden, ist derselbe, den sie sonst den eigenen Eiern zugewendet hätten; der sich gleichartig äußernde Instinkt des kastrierten Krabbenmännchens jedoch ist für dieses ein Novum. Der Kastrationseinfluß tritt somit auch hier beim männlichen Geschlecht deutlicher zutage.

G. Smith (1906) hat die Ergebnisse *Giards* vervollständigt, indem er bei Dreieckskrabben, Inachus, die durch Parasiten ihrer Testikel beraubt worden waren, das stärkste Umschlagen ins entgegengesetzte Geschlecht nachwies, welches überhaupt bis jetzt beobachtet wurde: solch kastrierte Inachusmännchen entwickelten nicht nur die heterologen Genitalcharaktere (eiertragende Abdominalfüße), sondern sogar Ovula, mithin das primäre, essentiale Geschlechtsorgan des Weibchens! Hier muß also das Vorhandensein einer bisexuellen Anlage, von dem bei der Entwicklung nur jeweils die eine Hälfte unterdrückt wird, in weitestgehendem Ausmaße vorhanden sein; hier kann noch ähnlich einem wirklichen Zwitter, wie wir dies im Kapitel „Geschlechtsdifferenzierung" beim Süßwasserpolypen sahen, die Hemmung der einen Geschlechtsanlage desto vollständigeres Hervortreten der anderen zur Folge haben!

Potts beschreibt die parasitäre Kastration von Einsiedlerkrebsen durch Peltogaster (1906, 1909 a) und der gemeinen Strandkrabbe (Carcinus) durch Sacculina (1909 b). Die Resultate dieser Kastrationen unterscheiden sich dadurch, daß bei den Einsiedlerkrebsen die männlichen Charaktere unverändert blieben, bei der Krabbe hingegen, obwohl die Kastration keine vollständige war, weibliche Charaktere auftraten, wenn auch nicht so stark wie bei Ina-

chus nach den Beobachtungen von *G. Smith*. Sowohl *G. Smith* als auch *Potts* erklären ihre Wahrnehmungen nicht durch eine spezifische innere Sekretion der Keimdrüsen, sondern da speziell bei *G. Smith* das Auftreten der weiblichen äußeren Geschechtsmerkmale am vollständig kastrierten Männchen dem Auftreten der Ovarien in seinem Inneren vorausging, durch Änderungen im allgemeinen Metabolismus, der alternativ bald die weiblichen, bald die männlichen Anlagen zu entwickeln strebt.

Sollas beschrieb jüngst parasitäre Kastration, die in den Testikeln des Regenwurmes, Lumbricus herculeus, durch Kokken hervorgebracht wird, wogegen sich die Ovarien als normal erwiesen. Die Kastrationsfolgen bestanden in zum Teil verkleinerten Vesicae seminales, sowie außen in mangelhaft entwickeltem oder fehlendem „Sattel" (Clitellum).

Parasitäre Kastration kommt schließlich noch bei Insekten vor. Zwischen dem Vorkommen von Gregarinen im Ohrwurm (Forficula) und der Entwicklung der Genitalorgane konnten *Brindlay* und *Potts* keinerlei Korrelation feststellen; alle Genitalien waren normal. *Pérez* hat Erdbienen, Andrena, untersucht, die von einem Schmarotzerinsekt aus der Ordnung der Fächerflügler, von Stylops, befallen waren. Normalerweise ist der Vorderkopf des Bienenmännchens reicher mit Weiß und Gelb gezeichnet als der des Weibchens; bei kastrierten Tieren kehren sich diese Verhältnisse um, das kastrierte Bienenweibchen ist reich gezeichnet, das Männchen wird einfarbiger. Das normale Weibchen hat ferner an seinen Hinterbeinen Einrichtungen zum Einsammeln des Blütenstaubes, verliert sie aber im kastrierten Zustande, während sich an den Hinterbeinen kastrierter Männchen solche Einrichtungen, wie Verlängerung, Verbreiterung und Beborstung von Schiene und erstem Tarsalglied, ausbilden u. a. m. — *Wheeler* hat Papierwespen, Polistes metricus, untersucht, welche von der Stylopidengattung Xenos heimgesucht waren; eine so deutliche Reversion der Geschlechtsunterschiede, wie *Pérez* bei Andrena, hat er hier nicht gefunden, was vielleicht nur daran liegt, daß die Wespen geringere Geschlechtsunterschiede haben als die Bienen. Doch ist auch hier der männliche Clypeus und das Gesicht stärker rot und gelb gezeichnet, beim Weibchen ganz schwarz oder braun; und auch hier zeigt sich beim kastrierten Weibchen ein Auftreten reichlicher gelber und roter Zeichnung, somit eine Annäherung an den männlichen Farbentypus, wogegen das kastrierte Männchen nicht etwa einfarbig wurde, sondern an seiner Eigenart festhielt. Übrigens ging mit dem Rostrotwerden des Gesichtes ein zunehmender Erythrinismus am ganzen Körper Hand in Hand, und zwar letzterer auch bei kastrierten Männchen. Da besonders durch *Tornier* (Sitzber. Ges. Naturf.-Freunde, Berlin, Nr. 4, 81—89, **1907**) nachgewiesen worden ist, daß Rötlinge, Erythrinos, durch mangelhafte Ernährung zustande kommen, und das Vorhandensein von Parasiten in der Tat aus den von ihnen befallenen Wespen Hungerformen macht, so erhebt sich die Frage, inwieweit wir das Rotwerden hier als spezifische Ausfallserscheinung der Keimdrüse auffassen dürfen, und ob nicht durch ihre Auffassung als Verkümmerungsphänomen den Tatsachen genügend

Rechnung getragen wird. Dies gilt noch von manchen anderen Folgen der parasitären Kastration, und in solcher Unklarheit der parasitären Zufallsbefunde zeigt sich eben neuerlich wieder die Überlegenheit des ad hoc angestellten Experimentes. Der Parasit verzehrt ja nie die Keimdrüse allein, sondern ruft in der Leibeshöhle seiner Wirte überhaupt ausgedehnte Verwüstungen hervor. Vielleicht darf man deshalb selbst den von *G. Smith* (1910a) beschriebenen Bankivahahn, der infolge von Eingeweidetuberkulose Kapauncharakter annahm, unter die Fälle von parasitärer Kastration einreihen. Die Frage, ob wir alle nach der Kastration festgestellten Veränderungen dem Wegfall der Keimdrüse zuschreiben müssen, taucht hier von neuem in dringenderer Form auf; es ist dieselbe Frage, welche uns schon bei den Wirbeltieren beschäftigt hatte, als wir bei Kapaunen das Herz kleiner, bei kastrierten Hündinnen das Blut zellen- und farbstoffärmer werden, bei Hirschen genau dieselben abnormen Vorgänge beim Geweihwechsel eintreten sahen, gleichgültig, ob Hoden, Becken oder Schultergürtel durch den Schuß verletzt worden waren. „Sind die Kastrationsfolgen überhaupt durch das Ausbleiben der spezifischen Keimdrüsensekrete bedingt oder sind sie allgemeine Stoffwechselstörungen?“ — Mit dieser nämlichen Frage müssen wir das Kapitel der Kastration verlassen und zusehen, ob nicht eine andere Methode uns präzisere Auskunft gibt.

Zunächst erhebt sich die Frage, ob es einen Unterschied macht in bezug auf die beobachteten Folgeerscheinungen, wenn wir sämtliche Gewebe der Keimdrüse entfernen, oder ob wir nur bestimmte Gewebsanteile ausschalten. Wie jedes andere Organ ist ja natürlich auch der Eierstock und der Hoden ein Komplex aus verschiedenartigsten Geweben. Abgesehen von bindegewebigen Hüllen u. dgl. besteht z. B. der Hoden aus den Samenkanälchen (Tubuli seminiferi), in denen die Spermatogenese vor sich geht, und den interstitiellen oder sog. *Leydig*schen Zellen; der Eierstock besteht aus den in ihren Follikeln heranreifenden und bis zum Platzen der Follikel darin aufbewahrten Eichen oder Ovula, während die interstitiellen Zellen durch die Zwischenzellen des Stroma ovarii, der Follikel und des Corpus luteum vertreten werden. Es gibt nun eine Reihe von pathologischen, physiologischen und experimentellen Fakten, die es wahrscheinlich machen, wenngleich noch lange nicht beweisen, daß an all den Folgephänomenen, welche wir nach Kastration eintreten sahen, nur die Zwischenzellen im Hoden und Eierstock Schuld tragen, während die generativen Zellen, die Spermien und ihre Vorstufen in den Samenröhrchen, die Ovula und ihre Vorstufen in den Eifollikeln, an den Kastrationsfolgen gar keinen Anteil nehmen. Beim Ovarium haben *Marshall* und *Jolly* (s. auch *Marshall*, 1910, S. 351) die Ansicht begründet, daß die inneren Sekrete, im Gegensatze zu den äußeren, von den Zellen des Follikelepithels oder den interstitiellen Zellen des Stromas oder von beiden ausgehen.

Von den Tatsachen der Pathologie spricht hierfür die Untersuchung der Kryptorchiden, d. i. der Männchen mit abnorm kleinen Hoden, die

deswegen, sowie weil sie gewöhnlich nicht in den Hodensack (das Scrotum) hinabgelangen, sondern in der Leibeshöhle verborgen sind, schwer zu sehen sind. Kryptorchismus ist namentlich beim Menschen und beim Pferd (sog. „Klopfhengste") nicht selten und verbindet sich stets mit allen morphologischen und funktionellen Attributen der Männlichkeit, abgesehen davon, daß die betreffenden Individuen kein Weibchen zu schwängern imstande sind, also abgesehen von ihrer Sterilität. Die Histologie des kryptorchen Hodens zeigt nun, daß, der zur Schau getragenen Unfruchtbarkeit entsprechend, zwar die generativen Anteile verkümmert, die interstitiellen Anteile aber gut entwickelt sind. Sie müssen daher die innersekretorische Substanz produzieren, welche die Geschlechtsmerkmale und geschlechtlichen Triebe in voller Stärke zum Vorschein kommen läßt — eine Ansicht, welche zuerst von *Regaud* und *Policard, Felizet* und *Branca, Bouin* und *Ancel* (1903—1909) ausgesprochen und neuerdings von *Tandler* weiter ausgebaut worden ist. *Nielsen* (zit. nach *Tandler* 1910 a) hat 90 kryptorche Testikel vom Pferd untersucht und gefunden, daß in ihnen niemals Spermatogenese vorkommt. Besonders interessant ist ein Fall von *Whitehead* (zit. nach *Tandler* 1910 a), der einen Hengst operierte, welcher einen normalen und einen kryptorchen Hoden besaß. Bei der ersten Operation wurde ihm nur der normale Hoden entfernt, was auf das Exterieur des Tieres keinerlei Einfluß hatte. Daß einseitig kryptorche Hengste, wenn ihnen der gut entwickelte Hoden weggenommen wird, nicht etwa Wallachen werden, sondern Hengste bleiben, ist übrigens eine auch sonst vielfach gemachte Erfahrung. Dem erwähnten Hengste von *Whitehead* wurde aber auch der kryptorche Hoden weggenommen und dennoch behielt er den Hengstcharakter. Nun wurde das Abdomen eröffnet und es fand sich am Annulus inguinalis internus ein Tumor, der nach Aussehen und Größe einem Hoden glich. Dieser Tumor wurde exstirpiert und nun mit einemmale wurde das Pferd ein Wallach. Mikroskopische Untersuchung ergibt das Vorhandensein weitgehend degenerierter Kanälchen, als Hauptsache aber, daß der Tumor sonst fast nur aus *Leydig*schen Zwischenzellen besteht.

Von den Tatsachen der Physiologie sprechen die Evolutions- und Involutionserscheinungen der Keimdrüse, wie wir sie bei Tieren mit ausgesprochenen regelmäßigen Brunftperioden verfolgen können, für die innersekretorische Wirksamkeit der Zwischensubstanz. Hier geht, wie *Tandler* und *Grosz* (1911) besonders schön am Maulwurf zeigen konnten, die Entwicklung der Zwischensubstanz regelmäßig der Spermatogenese resp. Ovogenese voraus. Auch der spermatogenetische Zyklus, wie ihn *Minot* beim Menschen, *Regaud* beim Maulwurf, *v. Hansemann* beim Murmeltier fanden, läßt sich damit in Einklang bringen. Nicht völlig stimmen freilich die analogen Feststellungen von *Nußbaum* (1905 a) am Frosch überein: denn im August, wenn die Entwicklung der Brunftorgane anhebt, ist die Hodenzwischensubstanz kaum nachzuweisen, wohl aber die Samenentwicklung bereits in lebhaftestem Gange. Andrerseits aber ist in der Laichzeit, wenn auch die Brunftorgane auf dem Gipfelpunkt ihrer Entwicklung stehen,

im März und unmittelbarst vorher, die Zwischensubstanz mächtig ausgebildet, wird im April, nach Ablauf der Brunftperiode, sogleich viel schwächer, um im Mai und Juni scheinbar ganz zu verschwinden.

Von den Tatsachen des Experimentes sprechen zwei verschiedene Methoden dafür, daß nur den Zwischenzellen die innersekretorische Wirksamkeit auf die Geschlechtsmerkmale zukommt. Erstens die Unterbindung (Stenosierung) der Ausführungswege des Samens, welche von *Bouin* und *Ancel* (1904 b, c) am Meerschweinchen und Kaninchen, von *Tandler* und *Grosz* (1908 a) an Rehböcken ausgeführt wurde. Im Gegensatze zur ärztlichen Erfahrung, daß Verschluß des Lumens der Vasa deferentia die Samenfadenbildung nicht unterdrücke, im Gegensatz zum Befunde *Sellheims* (1898), der nach Resektion des Eileiters die Keimdrüse in normalem Zustande bleiben sah, und im weiteren Gegensatze zur vielfach, u. a. von *Foges* (1898) beim Hahn, *Nußbaum* (1905 a, b; 1906 a) beim Grasfrosch gemachten Erfahrung, daß selbst in abgesprengten oder transplantierten Hodenstücken die Spermatogenese ihren Gang weiterschreitet, falls die Hodenstücke an der fremden Stelle festwuchsen, fanden nun die vier vorhin genannten Autoren, daß die Stenosierung des Ductus deferens die Spermatogenese zum Stillstande bringt. Nach 8—12 Monaten fehlten in *Bouins* und *Ancels* so behandelten Meerschweinchen und Kaninchen die Spermatogonien und Spermatocyten; nur *Sertoli*sche Zellen blieben in den Hodenkanälchen zurück. Auch *C. Wallace* lehrt uns — bei menschlichen Patienten — die Tatsache kennen, daß Zerschneidung des Vas deferens und der Blutgefäße die Spermatogenese aufhebt. Hingegen läßt die bezeichnete Operation die interstitielle Substanz des Hodens unversehrt. Die gleiche Beobachtung, Nichtentwicklung der spermatogenen, Erhaltenbleiben der interstitiellen Gewebe, macht *Steinach* (1910) an transplantierten Rattenhoden, *Limon* berichtet die Nichtentwicklung der ovogenen Gewebe an transplantierten Ovarien. Solche Versuchstiere verhalten sich nun trotzdem absolut nicht wie Kastraten: sie behalten ihre Neigung zum anderen Geschlecht, ihre Muskulatur bleibt stark, Penis, Samenblasen und Prostata verharren in normaler Größe, weshalb man von jenen Methoden bei Heilung der Prostatahypertrophie Abstand nehmen und von Unterbindung oder Durchschneidung der Ausführgänge zur Kastration zurückgreifen mußte (vgl. auch *P. Wagner*); beim Rehbock entsteht das Geweih, während alle aufgezählten Teile bei Kastraten atrophieren. *Shattock* und *Seligmanns* (1905) Widder und Hähne behielten ihre Sexualcharaktere nach Verschluß der Vasa deferentia.

Obschon, wie ich referiert habe, die Methode der Unterbindung etc. von Ausführungsgängen immerhin nicht widerspruchlos dasteht, ist auch eine zweite Methode kaum als einwandfreier zu bezeichnen: viele Autoren, *Bouin, Ancel* und *Villemin* (1906, 1907) für das Ovarium, *Tandler* und *Grosz* (1908 a) für den Hoden, beobachteten, daß die Bestrahlung der Keimdrüsen mit Röntgenstrahlen Sterilität zur Folge hat, wobei aber Geschlechtstrieb, Kopulationsfähigkeit und Sexualcharaktere der von *Tandler* und *Grosz* untersuchten Männchen vollkommen erhalten blieben, während

die von *Bouin* etc. untersuchten Weibchen sofort Kastratencharakter annahmen. Bei der histologischen Untersuchung stellte sich jedesmal heraus, daß die generativen Anteile, dort die Eifollikel, hier die Hodenkanälchen und Spermazellen, völlig zerstört, der interstitielle Anteil hingegen vollständig erhalten wird. An so behandelten Rehböcken, welche *Tandler* und *Grosz* (1908) verwendeten, blieb auch das Geweih intakt. *Tandler* sieht es hiernach als bewiesen an, daß nur das interstitielle Gewebe des Hodens und ebenso dasjenige des Eierstockes als innersekretorische Anteile der Keimdrüsen gelten dürfen und als solche die Veränderungen des Exterieurs bedingen. Widersprechend lautet ja eigentlich der Befund von *Bouin, Ancel* und *Villemin,* bestätigend der von *Simmonds*, aber nur soweit es sich um die elektive Wirkung der X-Strahlen handelt. Doch sollen selbst nach längerer Bestrahlung noch vereinzelte intakte Hodenkanälchen nachzuweisen sein, die dann wieder, falls das Tier lange genug überlebt, regenerieren und neue Spermatogenese ermöglichen. Solange aber der Hoden verödet ist, läßt sich unter gleichzeitig starker Wucherung der Zwischenzellen starker Fettansatz des Tieres nachweisen, also doch so etwas wie eine Kastrationsfolge. *Simmonds* folgert, daß beiden Gewebsanteilen, Samen- und Zwischenzellen, eine innere Sekretion zukomme, und daß die einen für die anderen bis zu einem gewissen Grad vikariierend einzutreten vermögen. Nach einem weiteren Befund, den ich sogleich anführen werde, scheint es eher, als ob zwar beiderlei Gewebe sezernieren und ihren protektiven Einfluß ausüben, aber nicht auf jederlei Organe, sondern die Zwischenzellen auf manche, z. B. extragenitale Organe wie das Geweih der Cerviden, die generativen Zellen auf andere, wie z. B. das Fettgewebe und die Thymusdrüse. Wir gedachten ja schon der Thymuspersistenz nach Kastration. *Gellin* fand die Thymus, gleichgültig, ob vor oder nach der Pubertät kastriert worden war, im geschlechtsreifen Alter vergrößert, sowie reicher an Parenchym und Lymphocytenbestand: also nicht bloß Persistenz, sondern sogar Reviveszenz! Schließlich tritt die Altersinvolution der Thymus bei Kastraten doch auch ein, nur sehr verspätet, weshalb wohl noch andere innere Sekrete als die der Keimdrüsen dafür maßgebend sein mögen. Diese Verschiebung der Thymusinvolution ergab sich nun aber in den Versuchen von *Gellin* ganz ebenso, wenn der Hoden nur röntgenisiert, als wenn er exstirpiert worden war. Auch Ausschneiden der Tubuli seminiferi bedingt, wie wir schon erwähnten, nach *Delbet* das Auftreten des Kastratentypus, wenn auch minder ausgesprochen als bei Totalentfernung des Hodens, offenbar nur wegen der Unvollständigkeit dieser schwierigen Präparation.

Mit diesen Ergebnissen, auch ganz abgesehen von den eben erwähnten Unstimmigkeiten, ist allerdings in folgenden Punkten keine Entscheidung herbeigeführt: 1. Der von *Kölliker* beschriebene, 15 Monate alte Schweinezwitter besaß Hoden von typischem Bau mit vielen interstitiellen Zellen, trotzdem waren seine sämtlichen männlichen Genitalien verkümmert. — 2. Es ist noch die Frage, ob die interstitielle Substanz, auch

wenn sie spezifisch wirken sollte, die einzige ist, die sich an den Kastrationsfolgen beteiligt. So gibt es von *Rörig* (1900, 1901) mitgeteilte Tatsachen, welche bei hermaphroditischen Hirschen einen großen Einfluß des Nebenhodens auf die Geweihbildung, von *Bucura* (1907 b) mitgeteilte Tatsachen, welche bei Osteomalacie einen Einfluß des Parovariums wahrscheinlich machen. — 3. Es wäre zur Probe auf das Exempel der Röntgenstrahlenversuche noch eine Methode wünschenswert, welche das Zwischengewebe ausschaltet und das generative Gewebe erhält. Würde ein so behandeltes Tier zum Kastrat, dann erst dürfte man ganz überzeugt sein, daß es die Zwischensubstanz ist, welche innerlich wirksam sezerniert. Da bis jetzt nur das Umgekehrte geschehen ist, Ausschaltung der generativen Elemente bei Erhaltung der interstitiellen und voller Erhaltung des Geschlechtscharakters, ist 4. keine Entscheidung herbeigeführt bezüglich des Problems, ob die Kastrationsfolgen spezifische Ausfallserscheinungen des ausgeschalteten Organes oder nur allgemeine Folgen eines gestörten Stoffwechsels sind: wenn bei Vernichtung der generativen Anteile die Folgeerscheinungen sonstiger Kastrationsmethoden ausbleiben, könnte das ja auch deshalb sein, weil jene Stoffwechselstörungen durch einen derartigen, viel schonenderen Eingriff nicht herbeigeführt werden.

Dies führt uns unmittelbar zur Besprechung der bisher untersuchten Konsequenzen, welche die Kastration auf den allgemeinen Metabolismus ausübt. An Meinungen, welche dem hier ausgesprochenen Verdacht nahekommen, fehlt es ja nicht: wir haben diejenigen von *G. Smith* und von *Potts* kennen gelernt, wonach die in den Körperflüssigkeiten zirkulierenden Geschlechtssubstanzen von den Geschlechtsdrüsen unabhängig sein sollen; weiters schreiben *Hofmeir, Benkiser* die Uterusatrophie, Fettsucht und das Aufhören der Menstruation nach Kastration des Weibchens der ungenügenden Blutzufuhr, *Sokoloff*, *Buys* und *Vandervelte* der dabei unvermeidlichen Nervendurchschneidung zu. Aber die direkten Stoffwechselprüfungen Kastrierter sind bisnun, namentlich in Anbetracht ihres widerspruchsvollen Charakters, spärlich.

Einige davon haben keine fundamentalen Folgen für den Metabolismus feststellen können: *Lüthje, Neumann* und *Vas* fanden den Eiweißstoffwechsel und Gasaustausch bei kastrierten Hunden und anderen Tieren (die kein Fett angesetzt hatten!) unverändert, ebenso *Zuntz* den Gasstoffwechsel kastrierter Frauen (ohne Fettsucht!) innerhalb der normalen Variationsbreite. *Cramer* und *Marshall* bestätigen *Zuntz* an kastrierten (nicht verfetteten!) Rattenweibchen mit Hilfe eines anderen Apparates, so daß die Kontrolle besonders beweisend erscheint. *Magnus-Levy* und *Falk* sehen die Pubertät normaler Versuchsobjekte nicht mit Ansteigen des Gaswechsels verbunden, was in Anbetracht der in dieser Zeit einsetzenden Breitenentwicklung des Thorax auffallen muß. *Noorden* erhielt kleine Effekte, bald Anwachsen, bald Verminderung des Verbrauches und Verlangsamung des Atemrhythmus, aber nichts Eindeutiges. All diese Forscher unterstützen daher die schon von *Möbius* (1906) ausgesprochene Ansicht, daß der nach

Kastration so häufige, aber durchaus nicht immer zu beobachtende Fettansatz keine echte Kastrationsfolge, sondern nur die Folge der größeren Indolenz kastrierter Geschöpfe darstelle.

Doch ist die Sache damit lange nicht erledigt. Wir haben schon darauf hingewiesen, daß auch die mageren Kastraten wenigstens regionäre Fettansammlungen aufweisen, so daß schon daraus auf eine Reduktion des Stoffverbrauches geschlossen werden kann. Nur werden solche mager gebliebene Kastraten, wie sie den bisher erwähnten, negativen Stoffwechselmessungen als Material zugrunde lagen, die Veränderungen natürlich schwächer und deshalb in den hiefür nicht mehr hinreichend empfindlichen Apparaten undeutlich oder gar nicht zeigen. Eine Reihe anderer Autoren erzielte denn auch deutliche Ausschläge: vor allem *Loewy* und *Richter* bei kastrierten Hunden beiderlei Geschlechtes starke Reduktion des respiratorischen Metabolismus. Durch Ovarienfütterung war dieser Effekt aufhebbar, daher der Schluß nahe lag, daß die Ovarien eine spezifische Substanz bereiten, welche die Oxydation im Körper beschleunigt. Die Verminderung des Stoffwechsels der Kastraten betrug 14—20% per Kilogramm Körpergewicht und hielt Monate, sogar Jahre nach verflossener Operation an. *Paechtner* bestätigt diese Angaben.

Sehr bedeutungsvoll mit Rücksicht auf die der Kastration folgenden Veränderungen des Knochenwachstums sind Stoffwechseluntersuchungen. die sich besonders der Calcium- und Phosphorausfuhr zuwenden. Wiederum stehen sich ganz negative und entscheidend positive Resultate gegenüber: negativ sind die von *Lüthje*, *Falk* und *Schultz* (zit. nach *Biedl,* S. 355), positiv die von *Curatolo* und *Tarulli, Neumann* und *Vas*, *Heymann* (zit. nach *Biedl*). *van Noorden*, *Wallart*, mithin die Majorität. Man dürfte, zumal gemäß dem Prinzip, daß positive Ergebnisse beweisender sind als negative, die Angelegenheit für spruchreif halten, wenn nicht auch die positiven untereinander vorläufig noch unlösbare Widersprüche darböten.

Falk und *Schultz,* sowie *Lüthje* müssen auf Grund ihres Versuchsausfalles den Einfluß der Kastration auf den Calcium-, Phosphor- und Magnesiumstoffwechsel in Abrede stellen. *Heymann* (zit. nach *Biedl* 1910, S. 355) erhielt bei ovariektomierten Ratten progressive Abnahme des gesamten P-Gehaltes, besonders der Knochen. Das stimmt zur Persistenz der Epiphysenfugen, zum Dünner- und Weicherwerden der in die Länge strebenden Knochen. Schon nicht mehr in gleicher Richtung bewegen sich die Versuche von *Curatolo* und *Tarulli, Neumann* und *Vas,* nach denen die Kastration von Verminderung, die Ovarialverfütterung von Steigerung der Ca- und P-Ausfuhr begleitet ist. *Silvestri* fand starke Retention des an Kalk und Magnesia gebundenen Phosphors nach Exstirpation von Ovarien und Testikeln. Die kastrierten Tiere (Kaninchen) werden dadurch gegen Krampfgifte, welche die Kalksalze neutralisieren, resistenter. Klinisch beobachtete *Silvestri* das Verschwinden der Epilepsie nach Kastration, und zwar in beiden Geschlechtern. Wieder dazu, nicht aber zu *Heymanns* Befund, stimmen die Tatsachen, daß durch Kastration die Osteomalacie, da

die Einschmelzung der Knochensubstanz nach jener Operation gehemmt wird oder aufhört, geheilt werden kann (*Krönig, Fraenkel* 1908), sowie daß die Osteomalacie mit einer abnorm starken Vermehrung des interstitiellen Gewebes einhergeht, also gerade desjenigen, welches vermöge seiner inneren Sekretion das Erhaltenbleiben der Geschlechtscharaktere und des ganzen normalen Exterieurs eines geschlechtlich vollwertigen Tieres garantieren soll. Möglicherweise ist aber eine Unterfunktion von ähnlichen Konsequenzen begleitet wie eine Überfunktion; tatsächlich sehen wir ja öfter, daß ein und derselbe Faktor, in seinen beiden Extremen angewendet, ähnliche Veränderungen am Organismus hervorzurufen vermag — so werden in Versuchen von *Standfuß* und *Fischer* die Schmetterlinge durch Hitze wie Kälte im gleichen Sinne umgestaltet, ebenso gibt es einen durch Nässe wie durch exzessive Trockenheit entstandenen Melanismus, ebenso kann Pigment sowohl durch andauernde Dunkelheit, wie durch allzu intensive Lichtstrahlung zerstört werden. Was für diese drei Energiegebiete gilt, warum sollte es nicht auch bei chemischen Einwirkungen möglich sein? Endgültig werden sich die Widersprüche wohl erst lösen, wenn wir von der Wirkungsweise und Wechselwirkung der übrigen innersekretorischen Drüsen untereinander und zu den Gonaden eine genauere Kenntnis haben werden; und von jenen anderen Drüsen, die zum Teil, wie Schilddrüse und Nebenniere, zweifellos ebenfalls etwas mit dem Knochenwachstum zu tun haben, gilt auch in der Hinsicht Analoges wie von den Keimdrüsen, daß die Gesamtheit der experimentell erhaltenen Veränderungen ebenso sehr für deren Hypo- wie Hyperfunktion als auslösendes Moment zu sprechen scheint. Vielleicht sind in all den Fällen wirklich beide Extreme in ähnlichem Sinne wirksam.

Ähnlich rätselvoll wie der Kastrationseinfluß auf den allgemeinen Metabolismus ist der auf die Blutbeschaffenheit. *Pinzani* (zit. nach *Biedl*, S. 356) steht mit seinem Befund, daß bei kastrierten Hündinnen Hämoglobin und Erythrocyten zunehmen, allein da, und *Lüthje* hat auch hier wiederum gar keine Veränderungen dieser Bestandteile beobachtet. Hingegen ist schon den Ärzten des Altertums bekannt gewesen, daß jede abnorme Funktion des Ovariums für das Entstehen der Bleichsucht ursächlich wird. Die neuen Untersuchungen weisen wiederum ganz bezeichnend — und das eben ist der Grund, weshalb sie so widersprechend aussehen — nach der Richtung, als ob sowohl Unter- als auch Überfunktion es bewirken könnte. So stellte *Tandler* (1910a) bei Chlorose radiologisch den vorzeitigen Verschluß der Epiphysenfugen fest, was also für Hyperfunktion Zeugnis ablegen würde; umgekehrt spricht die Erfahrung von *Breuer* und *Seiller*, daß man chloroseähnliche Blutveränderungen durch Kastration hervorzurufen vermag, für Unterfunktion als ursächliches Moment.

Breuer und *Seiller* haben Hündinnen kastriert und dann auf ihre Blutbeschaffenheit hin untersucht: sie fanden vorübergehendes Absinken aller Blutwerte, namentlich Verminderung der Zahl von roten Blutkörperchen und Verminderung des Farbstoffes. Da die genannten Forscher

durch ihre Experimente ausgeschlossen haben, daß dies reine Operations- oder Narkosefolgen sein könnten, so muß man sie als Ausfallswirkungen des Ovariums deuten. Nach einiger Zeit gewann das Blut seine normalen Qualitäten wieder zurück, woraus *Breuer* und *Seiller* den Schluß ziehen, daß nunmehr ein anderes Organ, unbekannt welches, vikariierend für das Ovarium eintrete und durch seine innere Sekretion die Blutwerte wieder zum Steigen bringe. Zusammen mit den bereits früher erwähnten Befunden von *Sellheim* (1898) an Kapaunen, die ein kleineres Herz hatten, wird uns eine wahrscheinlich höchst wichtige, aber noch ganz ungenügend bekannte Veränderung des Gefäßsystems kundgetan, die fast allein schon für sämtliche quantitative Kastrationsfolgen verantwortlich gemacht werden könnte, wenn sich herausstellt, daß Kastraten im allgemeinen ein weniger leistungsfähiges Blutsystem besitzen und ihre Körpergewebe demgemäß nicht so regulär ernähren können. Die einzige direkte Kastrationsfolge in beiden Geschlechtern wäre hiernach die Verschlechterung des Säftekreislaufes, alle anderen Folgeerscheinungen nur mittelbar durch diese letztere bedingt. Einstweilen aber darf dieser Schluß nur ganz vorsichtig gezogen werden, und neue Untersuchungen sind hier am dringendsten erwünscht. Ungemein lehrreich in dieser Beziehung sind Vorkommnisse, wie das von *Monod* berichtete, wo sich bei einem Hengst infolge der Kastration heftige Nachblutungen einstellten, die zur Erblindung des Tieres führten. Geschähe solches mit einiger Häufigkeit, so hätte man schon längst den Verlust der Sehkraft als spezifische Kastrationsfolge hingestellt, gleichwie man es mit dem Abblassen der Schleimhäute und Hautlappen, Kämme etc. zu tun gewohnt ist.

Kurze Zusammenfassung der Resultate über Kastration.

1. Die Kastration übt einen tief- und weitgreifenden Einfluß auf die gesamte Organisation aus, der sich nicht allein an den genitalen und extragenitalen Geschlechtsmerkmalen, sondern auch an den meisten anderen Organen, Geweben und Körperflüssigkeiten manifestiert. Wir stehen deshalb vor der Wahl, den Einfluß der Kastration entweder als nicht spezifisch oder sämtliche beeinflußten Teile als sexuell differenziert anzunehmen. Letzteres steht mit der Tatsache, daß das Geschlecht pro- oder syngam, unwiderruflich aber präembryonal bestimmt wird, im Einklang.

2. Der Kastrationseinfluß ist von geradezu revolutionären bis zu einem für uns nicht mehr wahrnehmbaren Grade abgestuft. Die Kluft, welche diesbezüglich zwischen Wirbeltieren und Insekten zu bestehen scheint, wird von der vergleichenden Analyse ebenfalls nur als eine solche des Grades, nicht des Wesens befunden. Daß es auch bei Wirbeltieren Körperteile gibt, die sich nicht sichtbar beeinflussen lassen (z. B. Margo superciliaris beim Menschen, Widerrist beim Hengst), vermindert die Scheinwidersprüche noch weiter. Wo wir den Einfluß der Kastration vermissen, läßt sich entweder unvollständiger und zu später Fortfall der Keimdrüse oder besondere gewebliche Beschaffenheit oder Unvollkommenheit



der Beobachtungsmittel verantwortlich machen. Ein minimaler, für unser Erkenntnisvermögen subliminaler Einfluß besteht wahrscheinlich überall.

3. Je nachdem, wie sich der Kastrationseinfluß auf die Körpermerkmale äußert, kann man diese in drei Gruppen bringen:

a) Stehenbleiben (Inversibilität — *Poll*) der Organe auf derjenigen Entwicklungsstufe, welche sie zur Zeit der Kastration eingenommen hatten (in einzelnen Fällen noch geringes Wachstum darüber hinaus: Uteri, Corpora cavernosa, Musculi bulbo- und ischiocavernosi); viele Merkmale gehen nur deshalb scheinbar beim männlichen Kastraten in den weiblichen Typus über, weil der bewahrt bleibende Infantilismus dem Feminismus ähnelt. Da das Männchen in der Regel den größeren Reichtum an Geschlechtscharakteren besitzt, wird es durch Kastration viel auffallender verändert als das Weibchen.

b) Rückbildung der Organe von derjenigen Entwicklungsstufe, welche sie zur Zeit der Kastration bereits eingenommen hatten (z. B. Prostata, Vagina, Hautlappen der Hähne), im ganzen nicht häufig.

c) Richtungsänderung (Versibilität — *Poll*) in der Entwicklung, so zwar, daß die weiblichen und männlichen Kastraten in ihren Körpergestalten konvergieren und eine asexuelle Sonderform (ein „drittes Geschlecht“) der betreffenden Spezies darstellen. Obzwar dadurch der männliche Kastrat nicht dem Weibchen, der weibliche nicht dem Männchen gleich wird, sondern eine gemeinsame dritte Variationsstufe zu erreichen anstrebt, ist mit jener Konvergenz natürlich trotzdem auch ein Annehmen oder zumindest Annähern weiblicher Merkmale an den männlichen Typus und umgekehrt verbunden. Die konvergierenden Merkmale sind wahrscheinlich solche, die ursprünglich beiden Geschlechtern gemeinsam waren und erst später durch alternative Vererbung zum besonderen Eigentum nur eines Geschlechtes wurden; ihre Ausprägung bei Kastraten kann daher mit demselben Recht als atavistisch, wie die der stationär gebliebenen Merkmale als infantil bezeichnet werden.

4. Die Kastration ist weder imstande, bei frühestem Einsetzen die Ausbildung irgend eines Geschlechtsmerkmales (auch der Anlage nach) gänzlich zu verhindern, noch es später zu völligem Schwund zu bringen. Ausnahmen in der ersten (Geweihe und Hörner) wie in zweiter Hinsicht (Prostata) sind nur scheinbar. Daraus muß man schließen, daß die Keimdrüsen zwar auf irgend eine Weise das Wachstum der Geschlechtsorgane fördern, daß sie aber damit lediglich deren Größenzunahme, nicht auch deren besondere gestaltliche Differenzierung bedingen und an ihrer anfänglichen Entstehung nicht beteiligt sind.

5. Folgende Tatsachen sprechen dafür, daß die Kastrationsfolgen, in ihrer unmittelbaren Wirksamkeit betrachtet, nicht spezifisch sind, sondern nur eine allgemeine Änderung des Stoffwechsels hervorbringen: *a)* die Verkleinerung des Herzens; *b)* die Herabminderung der Blutwerte; *c)* die Herabsetzung des Eiweißumsatzes; *d)* die Hervorbringung von kastrationsgleichen Erscheinungen durch andere Eingriffe, durch Hunger, Mast, Blut-



verlust, Ausfall anderer Organe und Stoffwechselstörungen anderen Ursprungs; *e)* die Hervorbringung ausgesprochener Verkümmerungserscheinungen durch Kastration (Abblassen der Schleimhäute, Erythrinismus bei Wespen); *f)* die Milderung der Kastrationsfolgen, wenn die Blutgefäße und Nerven geschont werden oder die Zerstörung des Gewebes auf unblutigem Wege (z. B. radiologisch) vorgenommen wird. — Man muß sich demnach vorstellen, daß zwischen der Keimdrüsentätigkeit und ihrem Einfluß auf das Soma im normalen Geschehen noch ein Regulator eingeschaltet ist, der erst seinerseits dem Stoffwechsel diejenige Richtung gibt, die am Soma die spezifischen Erscheinungen hervorbringt. Welcher Art dieser Regulator sein könnte, vermag durch bloße Kastration nicht ermittelt zu werden.

6. Folgende Tatsachen sprechen dafür, daß der im vorigen Punkt gekennzeichnete allgemeine Einfluß auf den Stoffwechsel durch die inneren Sekrete des interstitiellen Gewebes der Gonaden bewirkt werde: *a)* männliche und weibliche Hypoplasien der Gonaden, bei denen die generativen Anteile nicht entwickelt, die interstitiellen Anteile aber normal sind und wobei auch der übrige Geschlechtscharakter häufig gewahrt bleibt; *b)* das Unterbleiben der Spermatogenese und Ovogenese in transplantierten Gonaden oder bei unterbundenen Ausführungsgängen (nicht widerspruchslos ermittelt), wobei wiederum die interstitielle Substanz und mit ihr der Geschlechtscharakter erhalten bleiben kann; *c)* die Zerstörung der generativen Gewebe durch Ausschneiden oder besser durch Röntgenstrahlen, welche die Zwischensubstanz und mit ihr wiederum oft die sonstige sexuelle Ausbildung intakt lassen; *d)* die Parallelität von Evolution und Involution der interstitiellen Zellen einerseits, den Merkmalen der Brunft andrerseits.

Ich muß an dieser Stelle wieder an das Wesen des analytischen Experimentes erinnern. Es besteht darin, daß gewisse Faktoren, deren Einfluß untersucht werden soll, in der einen Reihe von Versuchen ausgeschaltet, in einer anderen Reihe aber derart isoliert werden, daß nur sie allein wirken können. In unserem jetzigen Falle, wo es gilt, das Zustandekommen der Geschlechtsmerkmale zu erforschen, haben wir zunächst den Einfluß der Keimdrüse ausgeschaltet, — ein Vorgang, den man, gleichgültig auf welche Weise er ermöglicht wird, Kastration zu nennen pflegt. Völlig befriedigende Aufklärung hat er uns, wie mehrfach betont, nicht gewährt; manche Frage, von denen gerade vorhin zwei erwähnt wurden, hat er unbeantwortet gelassen; immerhin aber haben wir nach der negativen Seite hin gelernt, daß gänzlicher Wegfall der Keimdrüse nicht etwa auch gänzliches Verschwinden der übrigen Geschlechtsmerkmale nach sich ziehe, sondern, daß diese nur einen graduellen Rückgang erfahren. Einen Rückgang, der im allgemeinen desto geringer ist, je später die Keimdrüse (nur selten umgekehrt, z. B. Geschlechtstrieb) in Wegfall kam, der aber auch bei frühester Vernichtung des die Keimdrüse liefernden embryonalen Materiales die Entwicklung der Geschlechtsunterschiede nicht

ganz zu verhindern vermag. Und in einzelnen Fällen hatte sich hochgradige Unabhängigkeit, sogar der den Keimdrüsen räumlich wie funktionell nächststehenden Geschlechtsattribute, herausgestellt.

Bei alledem ist aber eines zu bedenken: wir sind nicht imstande, den Einfluß der Keimdrüse am wirklichen Beginn der Entwicklung auszuschalten. Insoweit die embryologischen Untersuchungen mit *Weismanns* Lehre von der Kontinuität des Keimplasmas übereinstimmen, wissen wir, daß gerade der Germinalanteil des Individuums schon in allerfrühester Epoche der Eientwicklung angelegt erscheint. Und wir haben durch all unsere Kastrationen nicht ausgeschlossen, daß die Gonadenanlage schon zu dieser Zeit, lange vor ihrer funktionellen Reife, eine innersekretorische Tätigkeit ausübt, welche die Ausbildung der anderen Geschlechtsmerkmale zur Folge hat. Wenn wir die Gonadenanlage noch so früh exstirpieren, könnte es doch bereits zu spät sein, um den gegebenen Impuls zur Entfaltung der Sexualcharaktere restlos rückgängig zu machen.

Wir können aber, dem Wesen unserer analytischen und kausalen Untersuchungen getreu, nunmehr statt der Keimdrüse irgend eines von den sonstigen körperlichen Geschlechtsmerkmalen ausschalten, indem wir den betreffenden Körperteil amputieren oder doch seine trophische und nervöse Verbindung mit dem übrigen Körper lösen. Früher lautete unsere Frage: Können die genitalen und extragenitalen Geschlechtsmerkmale erhalten bleiben, wenn wir die Keimdrüse als essentiales Geschlechtsmerkmal wegnehmen? Jetzt lautet unsere Frage: Ist der Körper bzw. die Keimdrüse imstande, jene Geschlechtsmerkmale nach deren gänzlicher Entfernung oder Zerstörung nochmals zur Ausbildung zu bringen? Diese Methode wird uns auch in den Stand setzen, die erste Fragestellung neu aufzunehmen und in folgender Weise zu ergänzen: Kann die abermalige Bildung zerstörter Geschlechtsattribute auch in Abwesenheit der Keimdrüse erfolgen? Die letzterwähnte Form des Problems bedarf also zu ihrer Lösung der Verquickung beider Methoden, der Kastration und der

V. Regeneration.

wie wir die gegenwärtig zu besprechende Methode zusammenfassend nennen wollen, ohne Rücksicht darauf, ob ein nochmaliges Wachstum entfernter Teile wirklich erfolgt oder nicht.

Wenn von Regeneration der Geschlechtsmerkmale die Rede ist, so darf nicht unberücksichtigt bleiben, daß vor allem auch die essentialen Geschlechtsmerkmale, die Geschlechtsdrüsen selbst, einen hohen Grad von Regenerationskraft bewiesen haben. Es erscheint heute unbegreiflich, daß so etwas je bezweifelt und für unmöglich gehalten wurde, — sowie, als die Tatsachen den Zweifel nicht länger gestatteten, daß es als etwas Außerordentliches und Epochales Aufsehen erregte. Wenn man die Regeneration vollständig entfernter Keimdrüsen nicht erwartete, so geschah dies nur unter dem mächtigen suggestiven Einfluß der *Weis-*

*mann*schen Theorie von der Kontinuität des Keimplasmas, welche die meisten Biologen der letztverflossenen Jahrzehnte fast schrankenlos und unentwegt in ihrem Bann hielt. Wenn das Keimplasma und das Plasma des übrigen Körpers, das somatische Plasma, grundverschiedene, ja gegensätzliche Dinge sind, die sich unabhängig voneinander entwickeln, so war allerdings nicht zu erwarten, daß ersteres sich aus rein somatischem Materiale neu erzeugen könne. Diejenigen Fälle, wo sich bei niederen Tieren nach vollständiger Entfernung der primären Geschlechtsorgane von frischem solche Organe entwickeln, waren aber für sich allein vollkommen ausreichend, die ganze, so enorm einflußreiche Theorie der Keimplasmakontinuität zu stürzen. Daher das große Aufsehen. Aber im Grunde genommen ist nicht so viel Neues daran: Nehmen wir einen nicht blühenden Zweig eines fast beliebigen Strauches oder Baumes, sagen wir einer Weide oder eines Obstbaumes, also einen Zweig, der effektiv ohne Keimplasma ist, wenn wir uns nicht etwa an die unhaltbare Hilfshypothese der Reservedeterminanten klammern wollen, — und setzen ihn als Steckling in gute Erde, so wird er die nächstfolgende Blüteperiode gewiß nicht ungenützt vorübergehen lassen. Es bedurfte des vollkommenen Übersehens und Vergessens solcher einfachster, bekanntester Geschehnisse, um eine Theorie entstehen und regieren zu lassen, die nahe daran war, sich dauernd die Alleinherrschaft in der Biologie zu sichern und jedenfalls jahrzehntelang die fähigsten Köpfe unter den Naturforschern gefangen nahm.

Nun aber zu unseren wissenschaftlich untersuchten Fällen des niederen Tierreiches: *Driesch* erzielte die Regeneration von Geschlechtsorganen bei der Coelenteratengattung Tubularia, nachdem sie vollständig weggeschnitten waren, während *Lang* (1886) dieses Resultat bei der verwandten Gattung Gastroblasta nicht erreichen konnte. Unter den Stachelhäutern haben bekanntlich viele Seewalzen die Eigentümlichkeit, daß sie, derb angegriffen, ihre gesamten Eingeweide ausstoßen, wobei auch die Geschlechtsorgane mitgerissen werden. Während *Semper* bei dem nun folgenden Regenerationsprozeß der Eingeweide an Holothuria scabra und *Monticelli* bei geteilten Exemplaren von Cucumaria planci nicht sehen konnten, daß die Gonaden jetzt mitregeneriert wurden, hat *F. C. Noll* (1881) diese Regeneration bei Thyone fusus beobachtet. Wenn Seesternarme samt einem Teil der Scheibe exstirpiert werden, geht auch das Geschlechtsorgan des betreffenden Radius vollständig verloren; dennoch tritt es nach *King* im regenerierten Arm wieder auf. Hier könnte man vielleicht einwenden, das neue Geschlechtsorgan stamme von demjenigen des Nachbarradius; aber das ist eigentlich nicht viel mehr als eine Ausrede, denn die 5 Gonaden sind gut isoliert.

Einen weiteren Fall von Ersatz der Geschlechtsdrüsen, der weiblichen wie der männlichen, bieten die Planarien dar. Bei diesen Würmern ist das neuerliche Auftreten der Gonaden sogar von mehreren Beobachtern gefunden und histologisch untersucht worden. Auch hat man hier den Vorteil, nicht etwa die Geschlechtsdrüse für sich allein sorgsam heraus-

präparieren, also exstirpieren zu müssen, wobei immerhin der Einwand nahe läge, es seien unversehens winzige Teile zurückgeblieben; sondern man kann ganz einfach die gesamte Körperregion, welche die Gonaden enthält, abschneiden. In so behandelten Planaria lugubris, welche *Stevens* (1901) bearbeitete, erschienen die Geschlechtsorgane ganz zuletzt, nachdem schon alle übrigen Organe regeneriert waren. *E. Schultz* (1900) hat den Vorgang an Planaria torva und Dendrocoelum lacteum auf Schnitten verfolgt: die Hoden entstehen aus Zellen des Parenchyms, die allmählich zu Streifen auswachsen, worin einzelne Zellen zu Hodenbläschen werden. Nirgends stehen die Geschlechtszellen mit dem Ektoderm in Verbindung. Die Regeneration von Ovarien konnte *E. Schultz* (1902) noch nicht beobachten. Wohl aber gelang es *Morgan* (1898), nach vielen vergeblichen Versuchen an Pl. maculata, von einigen Stücken der Pl. lugubris geschlechtsreife Würmer zu ziehen, obzwar die regenerierenden Stücke unmittelbar hinter den Augen, also weit vor dem gesamten Fortpflanzungssystem begannen. Im Laufe mehrerer Monate hatten sich diese Stücke zu Würmern der geschlechtsreifen Größe entwickelt, besaßen Genitalporus und Ovarien und legten Eier ab. Bei Anneliden war Regeneration der gänzlich entfernten Geschlechtszone von mehreren Experimentatoren, die sich darum bemühten, zunächst noch nicht erzielt worden: so von *Braem* (1894) bei Ophryotrocha, von *Hescheler* bei Lumbriciden und von *E. Schultz* (1899) an Polychaeten. Ihren vorläufig mißglückten Versuchen stehen aber andere von *Janda* gegenüber, der beim limicolen Oligochaeten Criodrilus die entfernte Geschlechtsregion wieder wachsen sah, oft sogar in denselben Segmenten zwitterig und stets in einer weit größeren Zahl von Segmenten als normal. Ganz nahe verwandt mit diesem Befund ist der von *Braem* (1908) am polychaeten Wurm Ophryotrocha, obschon es sich hier gar nicht um Regeneration von Geschlechtsorganen, sondern um solche der hinteren Segmente handelt. Im Verlaufe dieser Regeneration ändert aber der Wurm sein Geschlecht, statt der weiblichen Keimdrüse, deren restierendes Material eingeschmolzen wird, entsteht eine männliche Keimdrüse, deren Aufbau offenbar weniger Ansprüche stellt und deshalb mit der großen Regenerationsleistung besser vereinbar ist.

Unter den Arthropoden ist der Fall von *G. Smith* (1906) hierher zu stellen, wo der Krabbe Inachus nach parasitärer Entfernung des Hodens ein Ovarium gewachsen war. Da die Krabben keineswegs Hermaphroditen sind, wurde dies nur durch die bereits auf anderem Wege festgestellte Heterozygotennatur der Arthropodenmännchen ermöglicht, das Ovar aber jedenfalls aus somatischem Materiale erzeugt. Endlich reiht sich noch ein Fall bei den Chordatieren an, der von *E. Schultz* (1907) gewonnen wurde. Er betrifft die Seescheide Clavellina lepadiformis. Die Seescheiden sind bekanntlich Zwitter: jedes Exemplar hat sowohl Hoden als ein Ovarium. Auch hier ist man nicht auf Herausoperieren der Gonaden angewiesen, sondern es genügt, die ganze Körperregion. in der sie sich befinden, zu amputieren. Bleiben die Testikel teilweise erhalten, so wachsen sie später

dorsalwärts aus. Nach spurloser Entfernung beider Geschlechtsdrüsen treten zuerst freie Mesenchymzellen auf, später bildet sich ein Lumen, das mit Epithel ausgekleidet wird, und die neue Geschlechtsanlage sondert sich in das männliche und weibliche Organ. Das Ovar kann auch unabhängig vom Hoden regeneriert werden, wahrscheinlich immer, wenn letzterer vom zurückgebliebenen Vas deferens auswächst. Ich selbst habe diese Resultate von *E. Schultz*, soweit sie sich auf bloße Regeneration des gonadenhältigen Körperabschnittes samt den beiderlei Gonaden bezieht, also ohne die von *Schultz* beigebrachten histologischen Details, an einer viel größeren Ascidienform nachgeprüft, an der Darmscheide Ciona intestinalis, und auch hier für richtig, ja für leicht erreichbar befunden (noch unpubliziert). Somit sind bereits fast alle Haupttypen des Tierreiches unter denjenigen Organismen vertreten, welche ihr Keimplasma selbst nach vollständigem Verlust aus somatischem Plasma zu ersetzen vermögen. Daß die Fälle nicht zahlreicher sind, liegt nicht so sehr in ihrer schwierigen Erreichbarkeit, als darin, daß man die Restitution der Gonaden für unmöglich hielt und sich nicht viel damit abgab.

Unter den Wirbeltieren sind allerdings derartige Fälle, trotzdem schon so viel kastriert wurde, noch nie beobachtet worden. Im Gegenteile stimmen die Beobachter darin überein, daß auch nach Jahren die Sektionsbefunde keine Spur von Gonaden zutage fördern, vorausgesetzt nämlich, daß die Kastration vollständig gelungen war. Indessen wird man dazu bemerken dürfen, daß solche nachträgliche Sektionen, abgesehen vom Menschen, der ja aber in jeder Hinsicht das schwächste Regenerationsvermögen sein eigen nennt, in größerem Maßstabe nicht veröffentlicht sind, und daß ihre Zahl beinahe auf Null zusammenschrumpft, wenn man die unabweisliche Forderung der mikroskopischen Untersuchung erheben will. Makroskopische Inspektion kann uns hier absolut nicht genügen, so wenig sie bei den Wirbellosen zur Feststellung des Tatbestandes geführt und genügt hätte.

Dies um so weniger, als gerade bei den Wirbeltieren, bis zu den höchsten Säugern hinauf, die ungemein große Wachstumsenergie des Ovarien- und Hodengewebes verschiedentlich aufgefallen ist. Sie kann uns nicht in Erstaunen versetzen, denn das Keimplasma ist undifferenziertes Gewebe, und je geringer die Differenzierungshöhe eines Organes, Stadiums und Organismus, desto größer und andauernder seine Wachstumsfähigkeit. Befunde, wonach winzige Hoden- und Ovarienstückchen, die bei ihrer Kastration an ihrem Ort belassen wurden oder anderswohin transplantiert wurden und nachher mächtig, eventuell bis zu übernormaler Größe des gewöhnlichen Organes, wieder auswuchsen, gehören in der Literatur nicht zu den Seltenheiten. Beispielsweise fand *Nußbaum* (1906 a), daß kleine Hodenstückchen, welche er im Bauchraume des Frosches aussäte, nicht nur anwuchsen und vaskularisiert wurden, sondern sich auch weiter entwickelten und volle Spermatogenese zeigten. 1907 b beschrieb *Nußbaum* die Regeneration eines ganzen Hodenlappens nach Exstirpation

des rechten Hodens beim Molch. Regeneration kleiner, an ihrer zuständigen Stelle belassener Hodenstücke bis zu völlig normalem Aussehen des bohnenförmigen und über bohnengroßen Organes habe ich selbst gelegentlich von Versuchen, die zu anderen Zwecken angestellt waren, bei der Wanderratte gesehen. Hier aber erfolgt die Regeneration überall von verbliebenem Keimplasma aus, dessen sogenannte „Kontinuität“ wird also nicht unterbrochen. Die Regenerationsfähigkeit der Gonaden fügt sich vollständig den Regenerationserfahrungen an anderen Organen und Geweben: alles regeneriert ja viel leichter, wenn ein Stück des betreffenden Gewebes oder Organes am Körper belassen wurde. Glaubte man doch sogar ursprünglich, daß überhaupt in sämtlichen Fällen nur dann ein Wiederersatz möglich sei. Dies hat sich im Laufe der Zeit als irrig herausgestellt; die Organe regenerieren nach vollständiger Entfernung, nur eben schwerer und langsamer. Ganz dasselbe trifft auch für die Keimdrüse zu.

So interessant und wichtig nun aber auch diese erfolgreichen Regenerationen der Keimdrüsen für die Wissenschaft sein mögen, in unserer Frage nach der Entstehung der übrigen Geschlechtsmerkmale helfen sie nur insoferne vorwärts, als sie die Keimstätten ihrer Sonderstellung berauben, die man ihnen mit *Weismann* zuschreiben zu müssen glaubte. Im Gegenteile, sie sind geeignet, uns die Beantwortung noch zu erschweren, weil sie uns bei Kastrationsversuchen in der Kontrolle hemmen, ob das fernere Leben eines Kastraten sich tatsächlich ohne Mitwirkung etwaiger regenerierter Keimdrüsen vollzog.

Einen besseren Fortschritt für unser spezielles Problem bedeuten uns hingegen diejenigen Versuche, wo außerhalb der Keimdrüsen liegende Geschlechtsorgane entfernt, zerstört und allenfalls in Anwesenheit oder Abwesenheit der Keimdrüsen regeneriert wurden.

Bei der westindischen Winkerkrabbe (Gelasimus) ist die monströse Ungleichheit der Scheren ein extragenitaler Geschlechtscharakter; denn nur beim Männchen ist die eine Schere viel größer, bald die linke, bald die rechte; das Weibchen besitzt zwei gleich große, besser, zwei gleichmäßig kleine Scheren. Dieser Geschlechtsunterschied wird dahin gedeutet, daß die Winkerkrabben paarweise in Strandlöchern leben, und daß das Männchen am Eingang Wache steht; seine große Schere hält es vor die Öffnung, und sie ist gerade groß genug, um das Loch zu verschließen: naht sich ein Feind, so wird die Schere zugeklappt, entweder noch vor seinem Eindringen —, dann bildet die Schere ein Bollwerk, einen Panzer —, oder während seines Eindringens —, dann sitzt der Feind scharf in der Klemme. Mit Rücksicht auf ein ganz anderes als das uns jetzt beschäftigende Problem, nämlich um die bei anderen heterochelen Krebsen häufige Umkehr der Scherenasymmetrie nach Regeneration der großen Schere auch bei der Winkerkrabbe zu prüfen, hat *Przibram* (1908) diese Schere teils amputiert, teils exstirpiert. Sie regeneriert direkt, d. h. bleibt nicht klein, sondern wird gleich wieder zur großen Schere, und die Schere der Gegenseite wächst während des Regenerationsprozesses nicht etwa zur

großen Schere aus, sondern bleibt typische kleine Schere, sehr im Gegensatze zu den meisten verschiedenscherigen Krebsen, wo die Verschiedenscherigkeit nicht auf das Männchen beschränkt ist. Ob der Befund bei Kastration der gleiche geblieben wäre, ist nicht untersucht, da die Experimente, wie gesagt, nicht im Hinblick auf das Problem der Geschlechtsmerkmale in Angriff genommen worden waren.

Bei den echten Spinnen trägt das Endglied der Kiefertaster oder Palpen beim Weibchen stets, beim Männchen selten eine meist gezähnte Klaue. Dafür ist das Endglied des Männchens zu einem Übertragungsorgan des Spermas umgestaltet: es ist verdickt und ausgehöhlt zur Bildung der Tasterkolbenhülle, welche die eigentliche Tasterkolbe einschließt; letztere besteht aus einem schlauchförmigen Samenbehälter und einem ausführenden Kanal, der in einem hohlen Fortsatz verläuft. *Blackwall* untersuchte eingehend die Regenerationsfähigkeit dieser Palpen. Waren sie bei der schwarzen Wolfspinne (Lycosa obscura), bei Philodromus dispar, Drassus sericeus, Tegenaria civilis, Dysdera Hombergii und Lynphia cauta zwischen vorletzter und letzter Häutung verloren gegangen, so regenerierten sie zwar, aber ohne das ihnen normalerweise eigene Sexualorgan. Mit Sexualorgan wurden sie bei sehr jung operierten Trochosa singoriensis regeneriert, sowie bei Tegenaria civilis, Ciniflo ferox und atrox, wenn zwei Häutungsintervalle hindurch Zeit hiefür war. Ebenso nach *E. Schultz* (1898) bei der Kreuzspinne (Epeira diademata). Bei Segestria senoculata regeneriert das einen weiblichen Geschlechtscharakter darstellende Digitalglied der Palpen nach vorausgegangener Amputation *(Blackwall)*.

Ganz ähnliche Verhältnisse finden wir bei der heimischen Sumpfdeckelschnecke (Viviparus contectus), deren Männchen einen keulenförmig verdickten rechten Fühler trägt, der in sich das männliche Kopulationsorgan, den Penis, verbirgt. *Černý* hat ihn auf sein Regenerationsvermögen untersucht und gefunden, daß der nachgewachsene rechte Fühler seiner normalen Verdickung stets entbehrt, sondern im Gegenteile ebenso dünn und spitzig ist, wie der linke des Männchens oder wie alle beide Fühler des Weibchens (1905). Noch 7 Monate nach der Operation hatte sich daran nichts geändert. Die nunmehr einsetzende histologische Untersuchung ergab (1907), daß trotz der mangelnden Verdickung der Penis im Inneren doch regeneriert war, allerdings noch als blind geschlossener Sack mit Zellen von embryonalem Charakter. Später wäre der Penis wahrscheinlich zum Durchbruch gelangt. Ob aber der Fühler dann auch wieder seine charakteristische Form angenommen hätte, ist eine interessante Frage, die noch offen blieb.

Ich komme jetzt zu einem Fall, der mit den beiden zuletzt erwähnten eine gewisse prinzipielle Ähnlichkeit aufweist. Es handelt sich um den sog. „Hectocotylus" der Cephalopoden. Hectocotylus heißt ein bestimmter Fangarm, der bei den meisten Kopffüßern als Träger und Überträger der Spermatophoren funktioniert. Auf einem bestimmten Bezirke dieses Fangarmes, z. B. bei Sepia am Grunde, sind die Saugnäpfe rückgebildet und

durch Hautfalten ersetzt. Bei den Philonexiden, wo der Begattungsarm am besten ausgebildet ist, erscheint er in eine löffelartig ausgehöhlte Platte umgeändert, und in die Höhlung werden die aus der Geschlechtsöffnung kommenden Spermatophoren aufgenommen. Gelegentlich der Begattung wird der Hectocotylus in die Mantelhöhle des Weibchens hineingestülpt und dort seines Spermatophorenvorrates entleert. Bei den Philonexiden und Octopodiden ist nun aber dieses Verfahren dadurch zur höchsten Stufe ausgebildet, daß der im Körper des Weibchens steckende männliche Fangarm von selbst abreißt und dort eine Zeit lang isoliert weiterlebt, weshalb er von *Cuvier* ursprünglich für einen parasitischen Wurm gehalten wurde. Würde nun der Hectocotylusarm nicht regenerieren, und zwar samt seiner „Hectocotylisierung", so könnte jedes Männchen der genannten Kopffüßlerfamilien nur einmal in seinem Leben ein Weibchen befruchten. Doch solche Schranken sind der Fortpflanzungstätigkeit nicht gesetzt, nur die Forderung ist gestellt, daß der Begattungsarm nach jeder Begattung erst wieder neu wachsen muß. Daß er dies imstande ist und dabei neuerdings „hectocotylisiert" wird, ist von *Brock* bewiesen worden.

Beim Männchen des Schwimmkäfers sind die ersten drei Tarsalglieder des Vorderbeines zusammen in eine runde Scheibe verbreitert, welche zahlreiche Haftpapillen trägt und der allgemeinen Annahme nach dazu bestimmt ist, das Festsetzen des sich begattenden Männchens auf den Flügeldecken des Weibchens zu erleichtern. *Megušar* entfernte die Vorderbeine beim geränderten Schwimmkäfer (Dytiscus marginalis) und erhielt an den verwandelten Käfern Regenerate, an welchen das in Rede stehende extragenitale Geschlechtsmerkmal zwar ausgebildet war, aber nicht in ganz unveränderter Form. Die scheibenförmige Verbreiterung war eine geringere, die Grenzen zwischen den drei Gliedern, welche die Scheibe zusammensetzen, waren deutlicher, indem jedes Glied für sich extra abgerundet erschien. Wurden ältere, fast schon ausgewachsene Larven operiert, so war die Zahl der Tarsalglieder am Regenerat überhaupt vermindert, und auf die Scheibe entfielen nur zwei statt drei verbreiterte Glieder, von denen obendrein das erste Glied wenige, das zweite gar keine Haftpapillen aufwies.

Beim Männchen der Feldgrille (Gryllus campestris) besitzt der Vorderflügel einen tonerzeugenden Apparat. *Regen* (1911) entfernte die Flügelanlage an der Larve und erhielt bei der Imago Flügelregenerate, bei denen im allgemeinen eine Flügelader, wenn auch schwer, mit der „Schrillader" des Tonapparates identifiziert werden konnte, während die „Chanterelle" gänzlich fehlte. Ein einziges Männchen besaß ein verhältnismäßig so vollkommenes Regenerat, daß die der Schrillader homologe Vene sicher zu erkennen war; doch entbehrte sie der Zirpplatten. Bei diesem Männchen war auch die Chanterelle regeneriert, aber ohne Schrillfalte, und die Schrillkante war schwächer chitinisiert als sonst. Das Tier bewegte die Flügel wie ein normales, besonders in Gegenwart des Weibchens, vermochte aber kein Geräusch hervorzubringen.

Es war davon die Rede, daß *Meisenheimer* nach Exstirpation der Hoden und Eierstöcke beim Schwammspinner (Lymantria dispar), abgesehen von einer gewissen Konvergenz in der Färbung, keinerlei Einfluß dieser Operation auf die Ausbildung der hier sehr stark ausgebildeten äußeren Geschlechtscharaktere feststellen konnte. Vorgreifend will ich jetzt noch rasch hinzufügen, daß dies auch dann nicht der Fall war, wenn er die entfernten Hoden auf einer oder beiden Körperseiten durch Ovarien ersetzte, wovon wir noch mehr werden sprechen müssen. Alle drei Kategorien von Schmetterlingen, normale, kastrierte und solche mit eingesetzten Gonaden des anderen Geschlechtes unterwarf *Meisenheimer* (1908 b, 1909 b) einer weiteren Operation; er amputierte den Raupen die Flügelanlagen und erhielt Schmetterlinge mit regenerierten Flügeln. *Meisenheimer* sagte sich nämlich: wenn er einen Einfluß des Gonadenmangels oder der heterologen Gonade auf die Geschlechtsmerkmale nicht hatte beobachten können, so lag dies vielleicht nur daran, daß diese Merkmale in ihren Anlagen bereits fertig oder zu weit vorgeschritten gegeben waren, so daß ein etwaiger Einfluß oder sein Ausbleiben nichts mehr zu ändern vermochte. Dieser Einwand schien wegzufallen, wenn er die betreffenden Anlagen entfernte und zwang, sich nunmehr unter den veränderten Bedingungen nochmals zu entwickeln, nämlich ohne Stimulus seitens der Keimdrüse oder unter dem Stimulus einer fremden Keimdrüse. Aber abgesehen davon, daß die regenerierten Flügel stets kleiner waren als normale — eine bei jeglichem Regenerat ganz gewöhnliche Erscheinung —, war an ihnen keine Veränderung zu bemerken: sie trugen die ihnen somatisch zukommenden Geschlechtscharaktere deutlich zur Schau. „Also auch hier", sagt *Meisenheimer* (1908b), „ist von einer inneren Sekretion . . . nichts zu spüren, obwohl eine solche nun nicht mehr dem Widerstande fixierten ontogenetischen Geschehens begegnete, sondern eine Neubildung vor sich hatte, welche von einem neu aufgebauten Entwicklungszentrum ihren Ursprung nahm."

Ich glaube nicht, daß die Frage damit schon entschieden ist. Ontogenetisch ist durch das Wegnehmen der Flügelanlagen und die Notwendigkeit, sie nochmals zu erzeugen, allerdings wahrscheinlich ein neues Entwicklungszentrum geschaffen worden (auch nicht sicher, denn die Teile, von denen es ausgeht, können auch schon in ihrer Potenz unwiderruflich determiniert sein); aber keineswegs phylogenetisch: die Vererbung hat offenbar auch noch etwas dreinzureden. Die Eigenschaft des Männchens, einen männlichen, des Weibchens, einen weiblichen Flügel zu bilden, ist vielleicht nur erblich zu sehr fixiert, als daß der Fortfall des ursprünglich maßgebenden Einflusses oder seine Umkehr in den entgegengesetzten Einfluß schon bei einer einzigen Generation genügen könnte, um sich an dem betreffenden Körperteil kenntlich zu machen. Da man aber mehrere Generationen aus Kastraten und höchstwahrscheinlich auch aus Männchen mit Ovarien und Weibchen mit Testikeln nicht ziehen kann, so will dies ebensoviel besagen, als daß auch die mit Kastration und Transplantation kombinierte Regenerationsmethode nicht ausreicht, um das Problem zu

klären. Denselben Einwand hatte schon *Oudemans*, der erste Entdecker des Ausbleibens von Kastrationsfolgen bei Schmetterlingen, gegen seine eigenen Ergebnisse erhoben. *Herbst* (1901) bezeichnet diese Argumentation als Denkfehler, da es ja Aufgabe der Entwicklungsphysiologie sei, „u. a. auch jene Folge von Ursachen und Wirkungen, welche vom reifen und unbefruchteten Ei durch den Organismus hindurch wieder zur Bildung reifer Eier und Spermatozoen führt, aufzudecken, also zu zeigen, wie Vererbung zustande kommt“ (S. 8, Fußnote 1). „Wenn demnach die sekundären Sexualcharaktere von Ocneria, wie *Oudemans* meint, nicht in ihrer Entstehung von den Keimdrüsen abhängig sind, nun so müßte eben ihre Entstehungsursache anderswo im Embryo, resp. der Raupe gesucht werden“ (S. 80). Ähnlich äußert sich *Driesch*. Beide Autoren haben sicherlich in gewissem Sinne recht, im Lichte der Aufdeckung „letzter“ Ursachen gesehen, ist Vererbung selbstverständlich ein leeres Wort. Ich glaube aber, daß die Genannten, indem sie den einen Fehler vermieden, in einen anderen, bei biologischen Deduktionen ebenso häufigen verfielen, nämlich Gegenwärtiges und Vergangenes nicht auseinanderzuhalten. Die Entstehung der Geschlechtsmerkmale kann anfänglich sehr wohl von den Keimdrüsen abhängig gewesen sein, sich aber mit der Zeit davon unabhängig gemacht haben. Daß derartiges Unabhängigwerden vorkommt, lehren zahllose Fakten der Selbstdifferenzierung, wo einzelne Keimbezirke, ja isolierte Organ- und Gewebsanlagen, die aus dem Verbande des übrigen Körpers künstlich losgelöst weiterkultiviert werden, ihre prospektive Bedeutung erfüllen, d. h. zu dem richtigen Gebilde auswachsen, trotzdem sie dies ursprünglich doch gewiß nur aus Ursachen, die im Rest des Körpers und dessen Lebensführung gelegen waren, tun konnten. Ursachen müssen, wie für jede Veränderung, freilich auch hier wirksam sein, aber eben ganz andere, viel kleinere Ursachen als diejenigen, welche dem betreffenden Gebilde anfänglich zur Entstehung verhalfen. — Jüngst hat *Ubisch* die Regenerationsergebnisse *Meisenheimer*s am Schwammspinnerflügel (ohne zu kastrieren) bestätigt und dahin erweitert, daß Regeneration auch dann eintrat, wenn die Exstirpation keine Reste der Imaginalscheibe zurückgelassen hatte. Sah man außen kein Regenerat, so hatte sich doch innen die Imaginalscheibe wieder gebildet.

Steinach (1910), der an seinen kastrierten Ratten weitgehende Involutionserscheinungen der Genitalien beobachtete, gedenkt ebenfalls der Schmetterlingsversuche, vergleicht sie mit den seinigen und gibt folgende Auslegung: die weitgehende Selbständigkeit der funktionellen und somatischen Geschlechtseigentümlichkeiten, wie sie beim Schwammspinner zur Beobachtung gelangten, „legt den Gedanken nahe, daß die Abhängigkeit der sekundären Geschlechtsmerkmale von den Keimdrüsen erst allmählich entstanden ist und während der phylogenetischen Entwicklung einen immer deutlicheren Ausdruck angenommen hat“. *Marshall* (1910, S. 352) spricht sich dahin aus, daß die enge Korrelation zwischen ovarialer und uteriner Funktion in der Stammesentwicklung sehr allmählich entstanden sei, und es könne sein, daß bei aplazentaren Tieren noch heutigentags diesbezügliche Über-

gangsstadien zu finden sind. *Starling* meint, daß die Hormone ursprünglich gewöhnliche Stoffwechselprodukte ohne spezifische Nebenbedeutung waren, daß aber jene Organe und Gewebe, welche damit in Berührung kamen, erst sekundär von ihnen „sensibilisiert" wurden, wodurch sich dann die chemische Wechselwirkung entfalten konnte.

Manchmal mag bezüglich der Geschlechtsmerkmale auch das Umgekehrte vorgekommen sein: Abhängigkeit das erste, ihr folgt die Unabhängigkeit; das spiegelt sich in der ganzen Stufenleiter des Tier- und Pflanzenreiches wider, die zunehmende Selbständigkeit gegenüber der Außenwelt, der Abschluß des inneren Organismus gegen osmotische (Salzwasser-, Süßwasser-, Land-) und Temperatureinflüsse (Poikilothermen, Homoiothermen), denen niedere Lebewesen noch erliegen, höhere aber gewachsen sind. Speziell betreffs der Insekten bewegen sich die Gedanken zugunsten der zuletzt erwähnten Alternative, da sie phylogenetisch nicht etwa als Vorläufer und Durchgangsstadien zu den Vertebraten gedacht werden dürfen, sondern als durchaus koordinierter Stamm, der in seiner Linie ungefähr die nämliche Differenzierungshöhe erreicht hat, als es den Wirbeltieren beschieden war.

An Wirbeltieren sind nun noch einige Arbeiten über Regeneration extragenitaler Sexualcharaktere zu berücksichtigen. Bei dem Zahnkärpfling Fundulus majalis besitzt nur das Männchen auf der Rückenflosse einen schwarzen Fleck. *Morgan* (1904) schnitt die den Fleck enthaltende Partie durch einen schrägen Schnitt ab und erhielt innerhalb von zwei Monaten eine Regeneration des betreffenden Teiles, aber ohne den schwarzen Fleck. Da *Morgan* die Fische nicht länger hielt, läßt es sich nicht entscheiden, ob der Fleck später nicht dennoch aufgetreten wäre. Sicher ist, daß ähnliche Fleckenzeichnungen, welche bei anderen Fischen in beiden Geschlechtern auftreten, z. B. nach *Bogacki* der schwarze Fleck in der ersten Rückenflosse des Flußbarsches (Perca fluviatilis) und nach *Morgan* (1904) das schwarze Band an der Schwanzwurzel mancher Goldfische, schon an den ersten Stadien des Regenerates zu sehen sind.

Eingehend habe ich selbst (*Kammerer* 1907 b) die extragenitalen Geschlechtscharaktere der Amphibien auf ihr Regenerationsvermögen hin untersucht:

1. An Extremitäten der Froschlurche, die während der Larvenperiode regeneriert sind, bilden sich beim Eintritte der Geschlechtsreife und ersten Brunft alle das Männchen auszeichnenden Sexualcharaktere in typischer Weise aus;

a) An der Vorderextremität die einwärtsgedrehte Stellung des muskelstarken Armes; die Verdickung des Daumens und der Daumenballen; die Zehen- und (bei Bombinator) die Armschwielen.

b) An der Hinterextremität von Bombinator pachypus ebenso die dort vorhandenen Zehenschwielen.

2. Die Schallblasen der männlichen Froschlurche sind ebenfalls regenerationsfähig:

a) der einfache, braun-faltige Kehlstimmsack des Laubfrosches regeneriert nicht nur, wenn an frisch verwandelten, sondern auch, wenn an geschlechtsreifen Tieren operiert. Die braune Verfärbung tritt bei ersteren nur wenig später als an Normaltieren ein, bei letzteren aber ist das Regenerat zunächst geraume Zeit so weiß und glatt wie die übrige Ventralseite. Während des Regenerationsprozesses tritt, abgesehen von den ersten Wundheilstadien, keine Funktionsunterbrechung ein.

b) Der doppelte Stimmsack des Teichfrosches regeneriert in Form von Hautausstülpungen, die im Vergleich zu den primären kleiner und derber, daher auch weniger durchscheinend sind. Die regenerierten Stimmsäcke werden funktionell nicht in Anspruch genommen.

3. Die Kämme der männlichen Wassermolche sind innerhalb der Laichperiode in hohem Grade regenerationsfähig. Und zwar regenerieren:

a) Die ganzrandigen Kämme des Triton alpestris, marmoratus, vulgaris meridionalis und vulgaris graeca wieder ganzrandig.

b) Der fast ganzrandige (seicht ausgeschweifte) Kamm des Triton blasii (Bastard von Triton marmoratus-Männchen und cristatus-Weibchen) feinkerbig.

c) Der scharf, bisweilen doppelt gesägte Rücken- und der tief ausgeschweifte Schwanzkamm des Triton cristatus durchwegs kerbsägig. War über der Kloake eine Unterbrechung des primären Kammes, so verläuft der regenerierte Kamm dennoch ununterbrochen. Bei Schwanzamputationen wird der Kamm des Schwanzregenerates zuerst ganzrandig, dann erst kerbsägig.

d) Der buchtig gezähnte Kamm des Triton vulgaris typicus regeneriert ganzrandig.

4. Was die Färbung der Kammregenerate anlangt, so ist

a) diejenige von Triton alpestris zuerst weiß, fast farb- und gänzlich zeichnungslos;

b) diejenige der übrigen Arten vom Beginn der Regeneration an gefärbt und gezeichnet, wenn auch blasser als normal.

5. Die Hautlappen an der Oberlippe der Tritonmännchen regenerieren, wenn einfach weggeschnitten, noch in der nämlichen, wenn samt dem Kiefer weggeschnitten, trotz früherer Kieferregeneration erst in der nächstfolgenden Brunftperiode.

6. Die ausgebuchteten Hautlappen an den Hinterzehen von Triton vulgaris regenerieren, wenn einfach abgeschniten, unverändert; wenn mit Zehengliedern oder ganzen Zehen weggeschnitten, ganzrandig; wenn samt dem Hinterbein weggeschnitten, erst in der nächsten Brunftperiode, dann aber wieder ausgebuchtet.

7. Die ausgebuchteten Schwimmhäute zwischen den Hinterzehen von Triton palmatus regenerieren:

a) noch während der laufenden Brunftperiode, wenn einfach ausgeschnitten in ausgebuchteter Gestalt, wie primär; wenn mit Zehen oder Zehengliedern weggeschnitten mit ganzrandigem Saum;

b) erst in der nächsten Brunftperiode, wenn zugleich das Hinterbein amputiert wurde, dann aber wieder mit ausgebuchtetem Saum.

8. Die Endfäden am Schwanze von Triton palmatus, Boscai, Montandoni, vulgaris meridionalis und vulgaris graeca regenerieren, wenn allein weggeschnitten, bisweilen hypertrophisch und schon nach wenig Tagen; wenn samt dem distalen Schwanzdrittel weggeschnitten, auch noch innerhalb derselben, spätestens aber in der nächstfolgenden Brunftperiode; wenn samt noch größeren Schwanzteilen abgeschnitten, entweder erst in der nächsten Brunftperiode oder gar nicht mehr. Im Falle ihrer Regeneration samt Schwanzteilen gehen die Endfäden, auch solche, die primär von einem abgestutzten Schwanzende ihren Ursprung nahmen (Tr. palmatus), allmählich in den Schwanzsaum über, wie dies z. B. bei Tr. vulgaris meridionalis die Norm darstellt. Im Falle der Nichtregeneration resultiert ein lanzettlich zugespitztes Schwanzende ohne Fadenbildung.

9. Die scharlachrote Warze an den Halsseiten des nuptialen Triton pyrrhogaster-Männchens regeneriert, wenn allein weggeschnitten, in verkleinerter Gestalt und braunschwarzer Farbe; wenn mit der umgebenden Halshaut abgetragen, wenigstens in der laufenden Brunftperiode nicht mehr.

10. Das nach Amputation regenerierte Hinterbein des männlichen Triton rusconii erhält den Sporn und die distalwärts von ihm liegenden Unebenheiten an der Außenkante des Unterschenkels in typischer Gestalt wieder.

11. Die blauweiße Schwanzbinde des männlichen Triton cristatus erscheint nach Abpräparierung des betreffenden Hautstreifens erst in der nächstfolgenden Brunftperiode wieder; das unmittelbare Regenerat ist braun gleich der Umgebungsgrundfarbe. Nach Amputation von zwei Drittel des Schwanzes bleibt die braune Farbe bestehen, die helle Binde erscheint trotz Wiedereintrittes der Brunft nicht mehr.

12. Die gelbe Vertebrallinie des weiblichen Triton cristatus erscheint nach Abpräparierung des betreffenden Hautstreifens und Verheilung der Wunde in besonderer Schärfe und Farbensattheit, wie bei jungen, frisch metamorphosierten Exemplaren; sie dunkelt aber im weiteren Verlaufe und verschwindet endlich bis auf geringfügige Reste.

Gruppieren wir diese, in der bis jetzt vorgebrachten Form vielleicht ein wenig schwer überblickbaren Verhältnisse so, daß die unveränderten oder typischen Regenerationen, die hinter ihrer nomalen Ausbildung zurückgebliebenen oder hypotypischen, die über ihr normales Ausmaß an Differenzierung hinausgehenden oder hypertypischen sowie endlich die sog. hypertrophischen Regenerate beisammenstehen, welch letztere in bezug auf ihre qualitative Differenzierung typisch sind, in bezug auf ihre Dimensionen jedoch quantitativ das ursprüngliche Gebilde überragen, so ergibt sich folgende Zusammenfassung:

Typische Regenerationen (ohne Einschiebung provisorischer Hypo- oder Hypertypie bis zur Erlangung der typischen Gestalt) liefern die männlichen Geschlechtsattribute an den Gliedmaßen der Froschlurche; ferner der Sporn am Hinterbein von Triton rusconii; was ihre Form anlangt, die ganzrandigen Kämme des Triton alpestris-Männchens und marmoratus-

Männchens, vulgaris-Weibchens, vulgaris meridionalis- und graeca-Männchens, weiters die Schwanzfäden mancher Tritonarten, falls nicht mehr als ein Drittel des Schwanzes mit abgeschnitten wird; die Labiallappen der brünftigen Tritonmännchen, falls der Kiefer bei der Operation intakt blieb; die Zehenlappen des männlichen Triton vulgaris, falls die Zehen intakt blieben; und endlich unter derselben Bedingung die Schwimmhäute des männlichen Triton palmatus.

Hypotypische Regenerationen liefern provisorisch der Kehlstimmsack von Hyla, wenn an geschlechtsreifen Männchen operiert; die Labiallappen der Tritonen, falls mit dem Kiefer operiert; die Zehenlappen von Triton vulgaris und Schwimmhäute von Triton palmatus, falls mit Zehengliedern, ganzen Zehen oder Gliedmaßen amputiert; was ihre Farbe anlangt, die ganzrandigen Tritonkämme; auch was ihre Form anlangt, die gesägten und gezähnten Tritonkämme; endlich die blauweiße Schwanzbinde des männlichen Triton cristatus, wenn nichts als der betreffende Hautstreifen abpräpariert worden war. Definitive Hypotypie scheint beim Doppelstimmsack von Rana esculenta; bei den Schwanzfäden der Tritonen, falls jene mit mehr als einem Drittel des Schwanzes abgeschnitten wurden; bei der Halswarze des männlichen Triton pyrrhogaster; der Schwanzbinde des männnlichen Triton cristatus, wenn gleichzeitig große Teile des Schwanzes zu restituieren waren; und der Vertebrallinie des weiblichen Triton cristatus (hier nach provisorischer Hypertypie) einzutreten.

Hypertypische Regenerationen liefern: der fast ganzrandige Kamm von Triton blasii (regeneriert feinkerbig); der ausgeschweifte Schwanzsaum von Triton cristatus, falls die Muskel- und Skelettpartie des Schwanzes intakt blieb (regeneriert kerbsägig); die lichtgelbe Vertebrallinie des weiblichen Triton cristatus (regeneriert zuerst grellgelb, provisorische Hypertypie).

Hypertrophische Regeneration kommt zuweilen vor bei den Kämmen der männlichen Triton alpestris, vulgaris meridionalis und vulgaris graeca, den Schwimmhäuten von Triton palmatus und den Schwanzfäden der zuletzt genannten Art, wie auch mehrerer anderer Tritonspezies.

Als Regeneration mit Wiederholung ontogenetischer Stadien ist ein großer Teil der hypotypischen Regenerationen aufzufassen; so der weiß und glatt statt braun und faltig regenerierte Stimmsack von Hyla, der ganzrandig statt gezähnt regenerierte Kamm von Triton vulgaris typicus.

Ferner ist das anfangs schärfere Vortreten der gelben Vertebrallinie des Triton cristatus-Weibchens hierherzustellen.

Als Regeneration mit Wiederholung phylogenetischer Stadien könnte das hypertypische Regenerat des Triton blasii-Kammes, das ununterbrochen verlaufende Regenerat des vorher über der Kloake eingesattelten Triton cristatus-Kammes und das allmählich in den Schwanzsaum übergehende Regenerat des vorher staffelförmigen Endfadens von Triton palmatus aufgefaßt werden.

Bresca hat meine Regenerationsversuche, soweit sie den großen Kamm-Molch (Triton cristatus) betrafen, fortgesetzt und in vieler Beziehung ergänzt. So fand er, daß der blauweiße, silberglänzende Streifen, den die männlichen Molche an den Flanken des Ruderschwanzes tragen und der in meinen Versuchen nach Amputation von zwei Drittel des Schwanzes am Regenerat nicht wieder aufgetreten war, doch ebenfalls zum abermaligen Erscheinen veranlaßt werden kann, wenn man jüngere Stadien zur Operation verwendet. Die Hautsäume an der Oberlippe, welche ich den in der Literatur gefundenen Angaben zufolge als männliches Geschlechtsattribut angesehen und in der beschriebenen Weise zur Regeneration gebracht habe, fand *Bresca* auch bei vielen weiblichen Tieren in so guter Ausbildung, daß sie fernerhin nicht mehr als extragenitaler Sexualcharakter betrachtet werden dürfen. Von Sexualcharakteren, die ich nicht untersucht hatte, dehnte *Bresca* seine Experimente auch auf die untere Kante des Schwanzes aus; sie ist bei weiblichen Tieren orangegelb, höchstens stellenweise dunkel pigmentiert. Beim Männchen durchläuft sie drei Stadien: an der Larve ist sie dunkel, bei bereits verwandelten, aber noch jungen Tieren ist sie gelb, zur Zeit der Geschlechtsreife wird sie braunschwarz bis schwarz — höchstens bleibt der distalste Teil bräunlichgelb. Diese drei ontogenetischen Stadien der männlichen Schwanzkante werden nun auch bei ihrer Regeneration durchlaufen: sie regeneriert typisch, aber es dauert Monate, bis sie wieder ihr ursprüngliches Schwarz erreicht hat.

Besonders interessant sind *Brescas* Regenerationsversuche, wo er den Einfluß der Kastration auf die Regeneration der Geschlechtscharaktere geprüft hat. Bleiben wir gleich bei der zuletzt besprochenen unteren Schwanzkante, so ist vor allem zu sagen, daß sie scheinbar von der Kastration ganz unabhängig war: sie blieb auch nach der Testikelentfernung schwarz. Amputiert man sie aber, so durchläuft sie bei ihrer Neubildung nur zwei ihrer vorhin aufgezählten ontogenetischen Stadien: zeigt zuerst die dunkle Larvenfärbung und nimmt dann die gelbe Färbung an, welche sie bei dem noch nicht geschlechtsreifen Männchen aufweist. Auf diesem Zwischenstadium bleibt sie beim Kastraten stehen, während sie beim Vollmännchen, wie wir gehört haben, auch noch das dritte und letzte Stadium erreicht. Noch stärker ist der Kastrationseinfluß auf die übrigen Geschlechtscharaktere, welche die jahresperiodische Involution und Evolution durchmachen. Es sind dies nämlich Rücken- und Schwanzkamm, weiße Schwanzbinde, Marmorierung des Oberkopfes und Kloakenwulst des Männchens. Bei Kastraten werden sie binnen einem Jahre bis auf Spuren oder ganz rückgebildet. Ihre Regenerationsfähigkeit ist nicht gleich nach der Kastration erloschen; sie können sich vielmehr in schwächerem Ausmaße neuerdings bilden, auch wenn man sie bei einem frisch kastrierten Tiere weggenommen hatte; aber nach Ablauf eines Jahres hört auch diese geringe Reparationsfähigkeit auf, welche vielleicht darauf zurückzuführen war, daß die inneren Sekrete der Hodensubstanz noch eine Zeitlang im Blute kreisten, auch nachdem ihr Ursprungsorgan, der Hoden, bereits ent-

fernt war. Die Sexualcharaktere der männlichen Tritonen bedürfen also, um wachstums- und regenerationsfähig zu sein, des Einflusses der Testikel.

Harms erzielte die Regeneration der Daumendrüsen (Brunftschwielen) bei Rana fusca (temporaria) auf doppelte Art: „einmal durch regelmäßige Fütterung stark abgemagerter Tiere und dann durch Hodenimplantation resp. Injektion zermalmter Hodensubstanz in den dorsalen Lymphsack von Kastraten, bei denen die Daumenschwielen und ihre Drüsen degeneriert waren. Diese Degeneration kann durch Hunger oder Kastration hervorgerufen werden.“ Ich selbst (unpubliziert) erhielt die Regeneration der Daumenschwielen normaler, nicht kastrierter Tiere auch dann, wenn ich die ganze betreffende Hautpartie an den geschlechtsreifen Fröschen und Kröten abgetragen hatte. Die Schwiele tritt nicht gleich auf, sondern erst in nächstfolgender Brunftperiode; bis dahin war die Wunde einfach von gewöhnlicher, glatter Haut überwachsen worden. Dann aber wucherte die Drüse sogar stärker als normal; Naturfunde (Bufo viridis) von Tieren mit verstümmelten Zehen, aber ungeheuren, geschwulstartigen Brunftschwielen daran zeigten mir, daß solche Hypertrophie nach Verletzungen auch im Freien eintritt. Bei Kastraten bildete sich zwar auch die glatte Haut bei der Wundheilung, und bis zur nächsten Brunftperiode waren beide Versuchsreihen ununterscheidbar; dann aber blieb die Drüsenentwicklung bei den Kastraten aus. Alytes obstetricans, die normalerweise keine Brunftschwielen besitzt, bei der ich aber durch besondere Lebensbedingungen in vierter Nachkommengeneration solche hervorrief (vgl. das Nähere darüber im VIII. Kap.), verhielt sich verschieden, je nachdem ob man die betreffende Hautpartie in derjenigen Generation, wo die Schwiele erstmalig zum Vorschein gekommen war, abtrug, oder erst in einer späteren. Erstere regenerierte nur die gewöhnliche Haut, letztere aber bekam zur Paarungszeit abermals die Brunftschwiele, ganz wie die übrigen Froschlurche.

Von extragenitalen Sexualcharakteren der Säugetiere sind die Geweihe der männlichen Cerviden in hohem Grade der reparativen Regeneration fähig, wie übrigens schon ihre starke periodische und physiologische Regenerationskraft beim natürlichen Wachstum voraussetzen läßt. Ist ein Kolbengeweih durch Unfall abgebrochen worden, so wächst es unentwegt fort und holt den Verlust nach; ist ein Geweih der Länge nach gespalten worden, so ergänzt jede Spalthälfte das ihr Fehlende, und es entsteht auf diese Weise ein doppeltes Geweih. Ist irgendwo in der Nachbarschaft des normalen Geweihes eine Verletzung des Stirnbeines vorgekommen, so kann eine dritte Geweihstange aus der Wunde hervorwachsen (*Rörig* 1901). Manchmal allerdings unterbleibt die Regeneration: solche Fälle haben *K. Brandt* (1910 a) und *R. Beck* berichtet. Es kommt dabei zu mancherlei Monstrositäten, verdickten Stumpfenden, Persistenz des Bastes, Bildung großer Blutblasen mit nachträglicher Einwanderung von Gehörnsubstanz u. dgl.

Bei den Säugetieren sind auch genitale subsidiäre Sexualorgane hinsichtlich ihrer regenerativen Potenzen geprüft worden: vor allem mehrfach

die Brustdrüsen und Brustwarzen. *Ribbert* (1891) und *Stuckmann* haben beim Hund und Kaninchen die Regeneration der Mammae beobachtet, und zwar in beiden Geschlechtern, *Krapoll* nur beim Männchen. Nur bei jungen Tieren war die Regeneration bedeutend, bei den alten überwog die kompensatorische Hypertrophie, die Ersatzvergrößerung der verbliebenen Brustdrüsen, wenn nur diejenigen der einen Körperseite abgeschnitten wurden. *Philippeaux* hat die Regeneration der Brustdrüsen (1876) und Brustwarzen (1875) beim Meerschweinchen erhalten, jedoch nur, wenn ein Stück davon belassen worden war. Da die zur Hälfte oder zu einem Drittel abgetragenen Brustdrüsen rascher von der umgebenden äußeren Haut überwachsen werden, als sie selbst sich vollständig hergestellt haben, müssen sie die neugebildete Epidermis bei ihrem Emporwachsen vor sich herschieben. Wurde jedoch die Epidermis auch im Umkreise mehrerer Millimeter von der Basis der Milchdrüse mit entfernt, so geht die Überhäutung langsam vonstatten, da die durchschnittenen Milchdrüsengänge, auch wenn sie in die Höhe wachsen, keine oberflächliche Deckschichte zu bilden imstande sind.

Von anderen Genitalien ist endlich noch durch *Piccoli* die Regeneration der Prostatadrüse verschiedener Säugetiere bekannt geworden, ein Resultat, welches *Maximow* (1899) nicht hatte erreichen können.

Regenerationsvorgänge in der Uterusschleimhaut des begatteten Meerschweinchens und Kaninchens, welche *Leo Loeb* in zahlreichen Mitteilungen (1907—1910) publiziert hat, laufen insoferne *Brescas* Untersuchungen der Tritonschwanzkante, *Harms'* und meinen Untersuchungen der Brunftschwiele parallel, als sie nur dann richtig vonstatten gehen, wenn das Tier sich im Besitze des Ovariums und Corpus luteum befindet. Zuerst (1907 a, b) hat *L. Loeb* am Fruchthälter in verschiedenen Stadien der Schwangerschaft eine Anzahl kleiner Verwundungen angebracht; zwischen dem 4. und 6. Tage der Schwangerschaft bildeten sich an diesen Wunden Knötchen, die aus typischem Dezidualgewebe bestanden. Später (1909 a, b, c; 1910 a, b) erzeugte er durch tiefe Quer- und Längseinschnitte beliebig viele mütterliche Placenten, wobei sich mit Sicherheit ergab, daß das Corpus luteum durch sein inneres Sekret bei deren Bildung beteiligt ist. Endlich (1910 c, d) ersetzte er die Einschnitte durch Einführen von Fremdkörpern, z. B. kapillaren Glasröhrchen, ins Uteruslumen. Unter ihrem Einfluß wird das uterine Epithel an der Eindringungsstelle nekrotisch, und es beginnt darunter die Zellwucherung. „Im Verlauf der nächsten 6 Tage verwandelt sich dann die ganze uterine Schleimhaut in eine mächtige Lage von mütterlicher Placenta und der Uterus nimmt um das Vielfache seines Volumens an Umfang zu.“ Damit war die Wirkung des Eies auf die uterine Mucosa nachgeahmt und wahrscheinlich gemacht, daß im betreffenden Stadium jeder mechanische Reiz zur Dezidualbildung Veranlassung gibt. Im normalen Geschehen ist es das Ei, im Experiment können mechanische Faktoren verschiedener Art dasselbe leisten. Die Ansicht von *Halban*, daß das Ei in spezifizierter chemischer Weise die Bildung der Placenta anrege, glaubt *Loeb* dadurch widerlegt zu haben. In *Loebs* Versuchen wurde

nämlich eine etwaige Mit- und Nebenwirkung des Eies bald nach Ovulation durch Unterbindung der Tuben ausgeschaltet. Bei Kastraten sowie bei Tieren, denen die Corpora lutea exstirpiert waren, gelingt es durch keins der aufgezählten Mittel, deziduale Wucherung des Uterus hervorzurufen. Da aber die Corpora lutea ihrerseits sehr regenerationsfähig sind, ist diese Ausschaltung bald vorüber, und es kann neuerlich Imprägnierung statt haben. Als Funktion des Corpus luteum ergibt sich, daß es „eine Substanz bereitet, die durch die zirkulierenden Körperflüssigkeiten dem Bindegewebe der uterinen Schleimhaut zugeführt wird, sich mit diesem in spezifischer Weise bindet, und daß in dieser chemisch sensibilisierten Schleimhaut durch mechanische Reize die mütterliche Placentabildung bewirkt wird“. Diese Funktion ist an das Leben der Luteinzellen gebunden, da „häufig wiederholte subkutane Injektion von frischer Corpus luteumsubstanz des Meerschweinchens in andere Meerschweinchen, die in der für die Entwicklung der Placenta geeigneten Periode des Sexualzyklus sich befanden, und denen kurz vorher die Ovarien exstirpiert worden waren, die lebenden Corpus luteum-Zellen nicht ersetzen kann, auch wenn gleichzeitig mit der Injektion der Corpus luteum-Substanz die nötigen mechanischen Reize zur Wirkung kamen“. Außerdem verlängert das Corpus luteum die Amplitude des sexuellen Zyklus, da bei seiner Entfernung die zwischen zwei Ovulationen liegende Periode kürzer wird, unabhängig davon, ob Schwangerschaft besteht oder nicht. — In Übereinstimmung mit *L. Loeb*s Ansicht von der Einbettung des Eies betrachten *Pearl* und *Surface* den Reiz, der bei Vögeln die Bildung und Gestaltung der Eischale im Ovidukt zur Folge hat, als einen mechanischen.

Die Regenerationsprozesse erzeugen in benachbarten Geweben und Organen sehr oft merkwürdige Veränderungen, die sogenannten Kompensationen oder Ersatzreaktionen. Hiervon macht auch die Wiederherstellung der Geschlechtsorgane keine Ausnahme. Wenn von paarigen Organen das eine unversehrt geblieben war, äußert sich die Kompensation meist darin, daß dieses unbeschädigte Organ für seinen entfernten oder verletzten Partner die Funktion mit übernehmen muß und infolge der größeren funktionellen Inanspruchnahme hypertrophiert. An den verletzten Teil unmittelbar angrenzende oder mit ihm verwachsene Teile erfahren jedoch ebenso oft eine Reduktion, eine Einschmelzung besonders differenzierter Teile, wie Zacken, Höcker, Zeichnungen, so daß sie schließlich dem regenerierten Teile ähnlich werden.

Die erste Art von Kompensationen, die kompensatorische Hypertrophie, ist vor allem beinahe als Regel bei den primären Geschlechtsorganen, den Keimdrüsen selbst, zur Wahrnehmung gelangt. Schon bei früherer Gelegenheit, anläßlich Erwähnung der Versuche von *Gerhartz* am braunen Grasfrosch (Rana temporaria), hatte ich ein Nebenresultat der sonst ergebnislosen einseitigen Kastration bekanntgegeben, nämlich die Vergrößerung des an seinem Orte zurückgelassenen Hodens bis auf das Doppelte seiner ursprünglichen Dimension. Diesem Umstande ist es ja

auch wahrscheinlich zuzuschreiben, wenn in vielen Fällen einseitiger Kastration jede Wirkung auf Exterieur und Gewohnheiten des betreffenden Tieres vermißt wurde. Gleiches beobachteten *Hackenbruch* und *Ribbert* (1894) nach völliger Entfernung eines Hodens beim Kaninchen und Meerschweinchen, sowie *Pasewaldt, Bond* und *Horsley, Carmichael* und *Marshall* (1908) nach völliger Entfernung eines Ovariums bei denselben Tieren. Beim Hund bemerkte *Lohde*, daß nach einseitiger Kastration wenigstens bis zum 40. Tage nur die halbe Anzahl von Spermatozoen ausgestoßen wurde — von da ab trat aber ebenfalls Kompensation in der Menge des Ejakulates ein, was somit auf gesteigerte Exkretion des verbliebenen Hodens einen Rückschluß gestattet.

Ganz derselben Gesetzmäßigkeit unterliegen die genitalen subsidiären Geschlechtsorgane. *Ribbert* (1894) exstirpierte an zwei Monate alten Kaninchen 5 Brustdrüsenanlagen, so daß ihrer nur drei zurückblieben. Diese wurden dafür umso größer, was namentlich durch Hyperplasie der Drüsenlappen zustande kam. Ähnliches berichtet *Trostorff*.

Im Gegensatze zu den kompensatorischen Hypertrophien stehen die ebenfalls mit Regenerations- und Wundheilungsvorgängen parallel laufenden kompensatorischen Reduktionen. Ich selbst (*Kammerer* 1907 b) habe ihrer bei den Amphibien, welche ich in bezug auf die Regenerationskraft ihrer extragenitalen Geschlechtsmerkmale untersuchte, eine ganze Menge beobachtet:

Folgende Farbhypotypien der Regenerate bemächtigten sich unverletzt gebliebener Nachbarpartien:

1. Wird aus dem braunen Kehlstimmsack des männlichen Laubfrosches ein Mittelfeld ausgeschnitten, so regeneriert dieses in Weiß, welche Farbe auf die stehengebliebenen Ränder übergreift und erst später wiederum einer vom Zentrum aus neu auftretenden Bräunung Platz macht.

2. Die Verbleichung an regenerierten Strecken der Tritonenkämme geht auf die benachbarten, nicht operiert gewesenen Kammstrecken über, besonders bei Triton alpestris, wo die Hypotypie in der Färbung und dem Zeichnungsmangel des Regenerats am schärfsten ausgesprochen ist.

3. Die Verdüsterung an regenerierten Hautstücken des männlichen Triton cristatus-Schwanzes, die im Bereiche der blauweißen Flankenbinde angehören, teilt sich nur dem Grenzgebiete der Wunde mit; sie bringt dagegen die gesamte Binde zugunsten der braunen Grundfarbe zum Schwund. wenn nicht bloß Hautdefekte, sondern ganze Schwanzteile zu restituieren waren.

Folgende Formhypotypien der Regenerate teilen sich unverletzten Nachbarpartien mit:

1. Wird aus dem faltigen Kehlstimmensack des männlichen Laubfrosches ein Mittelfeld ausgeschnitten, so regeneriert eine glatt gespannte Haut darüber und auch die Falten auf den stehengebliebenen Rändern verschwinden.

2. Der seicht ausgeschweifte Kamm des Triton blasii wird während und nach der Regeneration benachbarter Kammstrecken im Gegensatz zu diesen, welche gekerbt regenerieren, vollends ganzrandig.

3. Der scharf und tief gesägte Rückenkamm des Triton cristatus erleidet bei Regeneration des Schwanzkammes Abrundung und Verflachung der Zacken, außerdem, wenn er doppelt gesägt war, Einschmelzung der Zacken zweiter Ordnung; der tief ausgeschweifte Schwanzkamm derselben Art wird bei Regeneration des Rückenkammes ganzrandig. Beide Kompensationen sprechen sich auf primär ununterbrochenen Kämmen deutlicher aus als auf solchen, die über der Kloake eine Einsattelung aufwiesen. Bei partiellen Schwanzamputationen wird der Kamm des stehen gebliebenen Schwanzteiles zuerst gleich dem des regenerierenden Teiles ganzrandig, dann kleinkerbig; auf dem Rückenkamm in diesem Falle besonders starke Formreduktion der Zacken.

4. Der gezähnte Kamm des Triton vulgaris typicus wird während und nach der Regeneration benachbarter Kammstrecken in Übereinstimmung mit den letzteren ganzrandig oder erfährt — bei Regeneration kleinerer oder weit entfernter Strecken (z. B. Nackenkamm bei Regeneration distaler Schwanzkammstrecken) — Verminderung der Zacken und Reduktion (Verflachung und Abrundung) der dann noch übrig gebliebenen.

5. Amputation des ventralen Schwanzsaumes übt auf den Rückenkamm gar keinen Einfluß aus und umgekehrt; im dorsalen Schwanzsaum werden bei Entfernung des ventralen einige Zacken eingeschmolzen, ebenso im ventralen bei Entfernung des dorsalen. Die kompensatorische Wirkung ist aber in antero-posteriorer Richtung stärker als in dorso-ventraler.

6. Hervorzuheben ist der Unterschied in den Erfolgen von regenerativer und kompensatorischer Regulation: der ausgeschweifte Kamm von Triton blasii wird durch Regeneration gekerbt, durch Kompensation ganzrandig; der ausgeschweifte Schwanzsaum von Triton cristatus wird durch Kompensation ganzrandig; durch Regeneration, wenn nur er allein regeneriert, kerbsägig.

Kompensatorische Reduktionen werden endlich auch noch von **Hirschgeweihen** gemeldet. So war nach *Rörig* (1901) bei einem Edelhirsche (Cervus elaphus) eine Spaltung der linken Stange eingetreten; im nächsten Jahre bildete sich der vordere Spaltteil weiter, der rückwärtige aber reduzierte die Sproßzahl. Nach *Botezat* kommt ähnliches auch beim Reh vor. Selbst auf die Geweihstange der gegenüberliegenden Seite kann sich die kompensatorische Reduktion erstrecken: *M. Schmidt* berichtet von einem Schweinshirsch (Hyelaphus porcinus), der den linken Stirnzapfen gebrochen hatte, so daß die Stange wagrecht herabhing. Trotzdem wurde das Geweih rechtzeitig abgeworfen und wieder ersetzt. „Es entstand an der Seite, wo der Bruch stattgefunden hatte, d. i. links, ein aufrechtes Gabelgeweih, aus kurzer dünner Stange mit einer Augensprosse von fast gleicher Höhe bestehend und bis auf die Rose herab gespalten. Auf der gesunden Seite, auf dem rechtseitigen Rosenstocke, wuchs die Stange dicht über der Rose

in rechtem Winkel wagrecht nach außen, drehte sich gegen das Ende etwas nach hinten und bildete schließlich zwei kurze stumpfe Spitzchen als ihre einzige Verzweigung."

Einen ähnlichen Fall weiß *Rörig* (1901) noch von einem Axishirsch (Axis maculata) zu berichten: nach dem Geweihwechsel wies die gebrochene Stange eine Drehung auf, die gesunde Seite hatte bloß einen 1·5 *cm* langen Stumpf aufgesetzt.

Kurze Zusammenfassung der Resultate über Regeneration der Geschlechtscharaktere.

1. Die essentialen, genitalen und extragenitalen Geschlechtsorgane können nach Verlust nochmals gebildet (regeneriert) werden.

2. Ihre Regenerationsfähigkeit begegnet zunächst nur denjenigen Grenzen, denen die regenerativen Potenzen der Organismen ganz im allgemeinen unterliegen, also der ontogenetischen und phylogenetischen Altersgrenze, dem allzu hohen Komplizierungsgrad sowie ungefähr denselben Grenzen, die auch das natürliche, erstmalige Wachstum einschränken. Dies gilt in gleichem Ausmaße für den normalen, durch Stoffwechsel stets bedingten Gewebsersatz, die sogenannte physiologische Regeneration, wie für die reparative Regeneration nach Unfällen.

3. Auch darin gleicht der Ersatz von Geschlechtsteilen dem anderer Körperteile, daß stark funktionierende, durch reichen Zustrom an zirkulierenden Körperflüssigkeiten versorgte Organe sich außerhalb der Stufenfolgen erheben, welche von der Entwicklung des Keimes, der Entwicklung des Stammes, der Differenzierungshöhe des Organes dargestellt werden: daß solche stark beanspruchte, daher stark ernährte Organe also in relativ vorgerücktem individuellen und phyletischen Alter sowie bedeutender Spezialisierung noch nachzuwachsen vermögen.

4. Sind all diese Grenzen der Regenerationsfähigkeit im Moment des Organverlustes noch nicht erreicht, aber doch schon so nahe, daß sie während des Regenerationsprozesses erreicht werden, so kommt es zu hypotypischen Regeneraten, an denen sich oft eine Wiederholung ontogenetischer, seltener eine Wiederholung phylogenetischer Stufen ausspricht.

5. Die typische Wiederkehr verloren gegangener Geschlechtswerkzeuge vollzieht sich meist auch in Abwesenheit der homologen Keimdrüse und sogar in Anwesenheit der heterologen Keimdrüse. Ein Schluß auf vollständige Unabhängigkeit jener sexuell differenzierten Teile von den Keimdrüsen kann aber möglicherweise doch noch übereilt sein, denn diejenigen Stoffe, welche die Ausbildung des betreffenden Sexualcharakters determinieren, können sehr wohl in denjenigen Partien bereits unwiderruflich vorhanden sein, von denen die Regenerate ihren Ausgang nehmen.

6. Manche Geschlechtsorgane (Kamm männlicher Molche, Brunftschwiele männlicher Froschlurche, Decidua weiblicher Säugetiere) regenerieren aber nur in Anwesenheit der zuständigen Keimdrüse. Die Färbung



der unteren Schwanzkante beim Männchen von Triton cristatus erschien, soweit bloße Kastration zeigte, in ihrer Ausbildung und Erhaltung unabhängig von der Keimdrüse; gezwungen, sich nach Amputation neu zu bilden, mußte sie ihre Abhängigkeit von den Testikeln dennoch zu erkennen geben, indem sie bei der Regeneration auf einer untergeordneten Stufe stehen blieb.

7. In Nachbargebieten regenerierender Geschlechtscharaktere kommt es oft zu Ausgleichsreaktionen: kompensatorische Hypertrophien und Reduktionen — eine Gesetzmäßigkeit, die wiederum derjenigen bei Regeneration beliebiger anderer Körperteile gleich ist.

8. Darin, daß die Regeneration der Geschlechtsorgane so übereinstimmend verläuft mit den allgemeinen Regenerationsgesetzen, wird neuerdings die Identität der Geschlechtsmerkmale mit sonstigen Körpermerkmalen angedeutet. Darin, daß diese Regeneration sich in Abwesenheit der Keimdrüse, wenn auch deshalb bisweilen hypotypisch, vollzieht (Ausnahmen sind wiederum nur scheinbar, denn die Anlage bleibt bestehen und kann durch Zuführung von Gonadensubstanz jederzeit wieder entfaltet werden), offenbart sich abermals, daß die Geschlechtscharaktere nur einem quantitativ, nicht aber einem qualitativ bestimmenden Einfluß der Keimdrüse unterliegen.

Hiermit sind auch die Ergebnisse über Regeneration und kompensatorische Begleiterscheinungen bei Regeneration von essentialen, genitalen und extragenitalen Geschlechtsmerkmalen so ziemlich erschöpfend behandelt. Fragen wir am Schlusse, was wir für Beantwortung der Frage nach Entstehung der Geschlechtsmerkmale hinzugelernt haben, so fällt die Antwort ähnlich aus wie beim Rückblick auf die Ergebnisse der Kastration: auch die Regenerationsversuche haben eine Fülle von wichtigen, theoretisch interessanten und vielfach zur Lösung anderer Probleme beitragender Resultate geliefert, für die Enträtselung des Ursprunges der Geschlechtsunterschiede sind sie fast belanglos geblieben.

Eine Methode, die weiteren Fortschritt zu verbürgen scheint, steht uns aber in Gestalt der

VI. Transplantation

zur Verfügung. Mit *Nußbaum* (1909a) unterscheiden wir hiervon drei Arten:

1. Die eigentliche Transplantation oder Überpflanzung: der Experimentator beabsichtigt ein Anwachsen und den Fortbestand des an fremde Stelle gesetzten Körperteiles.

2. Die Implantation oder Übertragung: der Experimentator bringt einen Körperteil an fremde Stelle, ohne dafür Vorsorge zu treffen, daß er anheilt und ernährt wird; so lange er jedoch nicht ausgestoßen oder eingekapselt oder resorbiert wird, übt er eine chemische Wirkung auf den Säftestrom des Versuchstieres aus.

3. Die Transfusion, Injektion oder Einspritzung: nicht ein ganzer, einheitlicher Körperteil wird in den Körper des Versuchstieres eingeführt. sondern ein Brei oder Extrakt desselben, oder es handelt sich um Einbringung einer Flüssigkeit, z. B. von Blut.

Alle drei Methoden können sich für unsere Zwecke wiederum sowohl auf das essentiale Geschlechtsorgan, auf Eierstöcke und Hoden, erstrecken wie auch auf genitale und extragenitale Geschlechtsorgane.

In gewissem Sinne gehört auch die Verfütterung und rektale Einführung von Geschlechtsdrüsenstücken, von Ovarial- oder Testikelsubstanz, hierher, denn sie ist eine Implantation oder Transfusion in den Verdauungskanal. Im allgemeinen scheint das Verzehren von Geschlechtsorganen auf die betreffenden Tiere keinerlei sichere Wirkung auszuüben, was ja auch begreiflich erscheint in Anbetracht dessen, daß sie — unter dem Einfluß der Verdauungssekrete und assimilatorischen Prozesse — mancherlei Veränderungen ausgesetzt sind. Die Wirkung hängt jedenfalls auch ab vom Zustand, in welchem sich die verfütterten Keimdrüsen befanden, ob von brünftigen oder nicht brünftigen, jungen oder alten, erschöpften oder vollkräftigen Individuen, ferner von der Bereitungsweise, ob in frischem Zustand, als flüssiger Extrakt mit verschiedenen Lösungs- und Emulsionsstoffen oder als Pulver. Zwar lassen anorganische Salze und Kochen den Spermaextrakt nach *Dixon* unverändert, bleibt nach *A. Loewy* (1899) die Trockensubstanz der Ovarien auch im Äther- und Glycerinauszug noch stark wirksam; aber Extrakte mit physiologischer Kochsalzlösung sind schon schwächer, mit Säurefällung wirken sie unsicher, durch Alkohol werden sie zerstört. Daraus erklären sich dann manche Widersprüche. Man wird voraussetzen dürfen, daß die stomakal oder rectal einverleibte Gonadensubstanz eine desto schwächere Wirkung entfaltet, je mehr ihr durch medikamentöse Zubereitung Gelegenheit gegeben wurde, sich schon außerhalb des Körpers zu verändern. Deshalb stehen die Ärzte gewöhnlich auf dem Standpunkt, daß die betreffenden Präparate, z. B. Ovarin, Oophorin, Ovigenin etc. aus dem Eierstock, Spermin ($C_5H_{24}N_2$) von *Poehl* usw. aus dem Hoden in den Fällen günstiger Beeinflussung des Allgemeinbefindens, Schlafes, Appetites, der Muskelkraft, Herztätigkeit und vor allem der Sexualfunktion, sowie der Amenorrhöe, Chlorose und der klimakterischen Beschwerden, seien letztere durch Altersschwund oder operative Entfernung der Ovarien bedingt, mehr auf Suggestion des Patienten als auf spezifische Wirkung des Medikamentes zurückzuführen sind (vgl. darüber *Biedl* 1910, S. 375; *Marshall* 1910, S. 326 und besonders das Sammelreferat von *Andrews*). Frische Gonaden, und unter diesen besonders solche von brünftigen Tieren, üben zweifellos die deutlichste Wirkung. *Chrobak* und *Landau* konnten so die Gesundheitsstörungen beim Sistieren der Ovarialfunktion mildern oder aufheben. *Van der Velde* hat sogar behauptet, daß man durch Darreichung von Ovarialtabletten auch im physiologischen Klimakterium Menstruationen erzeugen kann, was durch den Befund von *Bucura* 1909 schon so ziemlich widerlegt wird, wo-

nach Verabfolgung von Ovarin an kastrierte Tiere die Muskelatrophie des Uterus nicht aufhält, ja daß vermehrter Schwund auch des interfasciculären Bindegewebes eintritt. Doch verringert Ovarindarreichung die Zunahme des Körpergewichtes durch Fett, wie sie sich sonst nach Kastration leicht einstellt.

Den durch Kastration gesunkenen Stoffwechsel vermochten *Loewy* und *Richter* durch stomakale oder subcutane Einverleibung von Hoden- oder Ovariensubstanz nicht nur wieder zur Norm, sondern sogar um 30—50% darüber hinaus zu heben. Dabei wirkt Ovariensubstanz stärker als Hodensubstanz, auch auf das Männchen. Umgekehrt ist Hodensubstanz auf das Weibchen ganz wirkungslos. Beiderlei Geschlechtssubstanzen waren nur auf den Stoffwechsel der Kastraten wirksam, den normaler Tiere vermochten sie nicht zu beeinflussen. Den speziellen Stickstoffmetabolismus fand *Loewy* (1899) durch Ovariensubstanz nicht verändert: *Neumann* und *Vas* konstatierten zwar mit Hilfe von Faecesanalysen Verluste von Phosphor-Pentoxyd und Calcium-Monoxyd, ebenso nach subcutaner Injektion von Glycerinextrakten des Ovars Verluste derselben Stoffe und von Stickstoff, aber nicht als spezifische Folgen der Ovarialzufuhr, sondern nur insoferne, als diese eine vermehrte Zufuhr von N-hältigem Material bedeutet und vom Zerfall N-freien Körpermateriales begleitet ist.

Loewy (1903) berichtet noch über Fütterung von Kapaunen mit Hodensubstanz, worauf die Kämme und Bartlappen neuerdings zu wachsen begannen und im ganzen stärker wurden als bei den nicht mit Hodensubstanz gefütterten Kastraten. Junge Hühner, mit Ovarialsubstanz gefüttert, bringen ihr Knochenwachstum vorzeitig zum Stillstand. Grund genug, in dieser Beziehung zur Vorsicht zu mahnen, welche *Regen* bei seinen Kastrationsversuchen an Grillen außer Acht gelassen hat; denn er setzte den von ihm kastrierten Grillen die herausgenommenen Geschlechtsorgane vor und konstatierte, daß sie sie mit Begierde verzehrten. Wie wir bei früherer Gelegenheit hörten, hat *Regen* an seinen Kastraten jeglichen Einfluß der Operation vermißt: man könnte aus der von ihm vorgenommenen Fütterung den Einwand herholen, letztere hätte etwaige Kastrationsfolgen unmöglich gemacht. *Sellheim* (1898) hat Kapaune, *Steinach* (1910) kastrierte Ratten mit reifen Hoden der eigenen Art gefüttert. Letzterer verwandte, wenn dieses Futter ausging, auch Hoden von Meerschweinchen und Kaninchen und berichtet, daß die jungen Ratten, welche nebenbei Brot und Milch bekamen, bald die Hoden bevorzugten und relativ große Mengen davon verzehrten. Das Resultat war ein absolut negatives: die mit Hodensubstanz gefütterten Ratten und Kapaune blieben in diesen neueren Versuchen echte Kastraten in somatischer und funktioneller Beziehung und unterschieden sich in nichts von Kontrolltieren.

Die bei Verfütterung auf Geschlechtsmerkmale wirksamen Substanzen brauchen anscheinend nicht immer von den Geschlechtsdrüsen selbst, sondern können von einem genitalen subsidiären Organ herrühren: nach *Youatt* werden Kühe, die mit Milch von brünftigen Kühen er-

nährt werden, selbst brünftig, und *Bucura* (1909) empfiehlt die Milch brünftiger Kühe als Heilmittel gegen die Störungen der natürlichen oder künstlichen Menopause. — *Fraenkel* (1908) bevorzugt auf Grund seiner, wie sich herausstellte, nicht haltbaren Theorie, daß das Corpus luteum von Pubertät bis Klimax der Uterusernährung vorsteht und die Menstruation veranlaßt, aus dem gelben Körper der Kuh hergestellte Luteintabletten vor den Ovarintabletten.

Einer der ersten, welcher eigentliche Verpflanzungen, echte Transplantationen von Geschlechtsdrüsen vornahm, war *Berthold* (1849). Wie so viele Beobachter, fand auch er den Haushahn als geignetstes Objekt, weil hier das Gewerbe der steirischen Kapaunschneider schon den Weg vorgezeichnet hatte, auf welchem die Entfernung der Hoden von ihrer Anwachsstelle am leichtesten gelingt. *Berthold* hat nun die herausgeschnittenen Hoden an andere Stellen desselben Hahnes und sogar auf andere Hähne übertragen. Sie wachsen mit Leichtigkeit an, namentlich am Darm, und entwickeln auch an ihrem neuen Sitz Spermatozoen, natürlich ohne sie entleeren zu können, denn der Zusammenhang mit dem Samenleiter besteht ja nicht mehr. Hähne mit transplantierten Hoden bleiben Männchen, und zwar, wie *Berthold* sich ausdrückte, „in Ansehung der Stimme, des Fortpflanzungstriebes, der Kampflust, des Wachstums der Kämme und der Halslappen". „Da nun aber an fremde Stellen transplantierte Hoden mit ihren ursprünglichen Nerven nicht mehr in Verbindung stehen können . ., so folgt, daß der fragliche Konsensus durch das produktive Verhältnis der Hoden, d. h. durch deren Einwirkung auf das Blut und dann durch entsprechende Einwirkung des Blutes auf den allgemeinen Organismus überhaupt, wovon allerdings das Nervensystem einen sehr wesentlichen Teil ausmacht, bedingt wird". — „Wer diese Abhandlung jetzt nach mehr als fünfzig Jahren liest", bemerkt *Nußbaum* (1905 a) dazu, „wird erstaunt sein über die absolute Sicherheit, mit der ein Faktum hier vorgetragen und bewiesen wird, das erst viele Jahre später von anderen, nachdem der erste Entdecker längst vergessen war, von neuem entdeckt wurde. . . Das Ausbleiben der Anerkennung der *Berthold*schen Entdeckung ist wie in vielen Fällen leicht auf seinen Grund zurückzuführen. Die Angaben wurden von *R. Wagner* geprüft und nicht bestätigt, weil die Methode des *Berthold*schen Versuches nicht befolgt wurde. Da *Wagner*s Autorität um jene Zeit unbestritten war, so war damit die Angelegenheit erledigt. Um so mehr ist es Pflicht der Nachlebenden, das Verdienst *Berthold*s gebührend hervorzuheben."

Vor *Berthold* hatte übrigens schon *Hunter* einige Transplantationsexperimente mit Hahnenhoden erfolgreich ausgeführt, und nur die Nachfolger, von denen *Wagner* schon erwähnt wurde, schienen die Operation nicht mehr zuwege zu bringen. So waren die Versuche von *Lode* dadurch unbeweisend ausgefallen, daß es ihm nicht geglückt war, die ganzen Hoden von ihrer Stammstelle zu entfernen; es blieben Reste zurück, die sich weiter entwickelten. Die Versuche von *Lode* „beweisen daher wohl, daß

Hodenstückchen verlagert werden können und sich weiter entwickeln, auch trotz Mangels an Ausführungsgängen Spermatogenese zeigen; für die Entscheidung, ob zur Entwicklung der sekundären Geschlechtscharaktere die innere Sekretion oder die Nerven der Hoden von Einfluß sind, können sie nicht beitragen, da die Hoden wohl verstümmelt, aber nicht gänzlich entfernt waren" (*Nußbaum* 1906). *Lode* konstatierte auch bei einem von einer geübten Kapaunschneiderin operierten Tiere die Unvollständigkeit des Eingriffes, und ebenso gelang *Hanau* die Kastration nicht in wünschenswerter Exaktheit, so daß immer noch Hodengewebe an der ursprünglichen Stelle zurückblieb.

Die nächsten Autoren, die an demselben Versuchsobjekt wieder mehr Glück hatten, so daß sie wenigstens in einer gewissen Anzahl von Fällen einerseits vollständige Kastration, andererseits vollständiges Anheilen von Hoden und Hodenstücken mit nachfolgender Spermatogenese zu verzeichnen hatten, sind *Sellheim* (1898) und *Foges* (1898, 1902). Die Resultate beider Autoren stimmen prinzipiell überein, so daß ich mich begnügen kann, die betreffenden Punkte der Zusammenfassung aus der ausführlichen Arbeit von *Foges* (1902) zu zitieren: „Die Transplantation von Hodenstücken und ihre Erhaltung im sperma-bereitenden Zustande scheint viel leichter zu gelingen bei Tieren, welche wenigstens noch einen Rest des Hodens an der normalen Stelle besitzen. Die Transplantation gelingt aber auch bei Tieren, bei welchen dies nicht der Fall ist. Die Transplantation von Hoden und Ovarien auf ein anderes Individuum ist mir auf die Dauer nicht gelungen. Vollständig kastrierte Hähne mit transplantiertem funktionierendem Hodengewebe hatten keinen vollständigen Kapaun-, aber auch keinen vollständigen Hahncharakter. Daraus ist zu entnehmen, daß die Hoden eine innere Sekretion haben. und daß von ihnen der Hahncharakter mitbedingt ist." Der Grund, weshalb die Hähne mit verpflanzten Hoden und ganz ohne Hoden an der zuständigen Stelle die Attribute ihres Geschlechtes nicht ganz so entwickelt hatten, wie normale Hähne, liegt offenbar nur darin, daß die verpflanzten Hoden nicht die volle Größe und funktionelle Energie normaler Hoden besaßen. Schon die unvollständigen Kastrationen — noch ohne begleitende Transplantation — desselben Forschers hatten ja dargetan, daß „die Ausbildung der sekundären Geschlechtscharaktere von der Größe der funktionsfähigen Substanz der Keimdrüse abhängig" sei.

Mit diesen Versuchen stimmen diejenigen von *Shattock* und *Seligmann* überein (1904): wie bei *Foges* ging die Entwicklung der Hahncharaktere mit Menge und Größe der an Eingeweiden oder der inneren Bauchwand angeheilten oder an Ort und Stelle zurückgebliebenen Hodenfragmente parallel. Hierzu sagt *Nußbaum* (1905 a, S. 56): „Vergleicht man die nach völliger Loslösung der Hoden erzielten Resultate, so ergibt sich, worauf *Foges* aber nicht aufmerksam macht, ein bemerkenswerter Unterschied gegenüber solchen Kastraten, deren Hodenreste noch mit dem Vas deferens zusammenhängen, so daß der Samen abfließen kann, was bei der Transplantation unmöglich ist. Die Kastraten mit verstümmeltem Hoden

werden echte Hähne, die Kastraten mit transplantiertem Hoden werden halbe Kapaune."

Poll nahm acht erwachsene Hähne, wovon bei sechsen die Exstirpation vollkommen gelang, und kastrierte sie beidseitig. Kamm- und Kehllappen schrumpften, und die Kastraten bekamen allesamt das „prächtige, langfedrige Kapaunenkleid". In den Folgejahren wurden ihnen Hoden und Eierstöcke junger Tiere unter die Halshaut eingenäht, wo sie der Resorption anheimfielen, aber ohne daß vorher irgend eine Änderung der Kämme, Lappen, Stimme und Psyche bei den Kapaunen wahrzunehmen gewesen wäre. — *Loewy* (1903) gelang es, durch Injektion von Testikelsubstanz in junge Kapaune die Entwicklung des Skelettes mit allen männlichen Charakteren, ebenso ein besseres Wachstum der Kämme, Lappen usw. zu erzwingen. *Walker* (1908) injizierte mehrere Monate lang täglich Salzextrakte von Hahntestikeln in zwei Hennen, deren Kämme und Lappen größer und satter gefärbt wurden und darin binnen 5 Monaten ihr Maximum erreichten. Auch erwarben diese Hennen die Streitlust von Hähnen. *G. Smith* (1911 a) vermochte diese Ergebnisse nicht zu bestätigen; bei einzelnen Hennen bekam er zwar die Kammvergrößerung, aber ebenso bei nicht injizierten Kontrolltieren. Die Kammvergrößerung geht vielmehr mit den Eierlegeperioden einher und wird durch Fettinfiltration in das Bindegewebe des Kammes verursacht. Der Hahnenkamm unterliegt keinen so deutlichen Fluktuationen wie der Hennenkamm und enthält verhältnismäßig wenig Fett, er besteht aus soliderem Bindegewebe (*G. Smith,* 1911 b).

Große Sorgfalt hat *Nußbaum* (1909 a) seinen Kastrations- und Transplantationsexperimenten am braunen Grasfrosch (Rana fusca oder temporaria) zugewendet, und es ist nur zu bedauern, daß in jeder von den zahlreichen Versuchsreihen nur so wenige Exemplare übrig blieben, um schließlich das betreffende positive Ergebnis zu zeigen. Der Grasfrosch ist aus mehrfachen Gründen für derartige Versuche ein glänzendes Objekt: seine Hoden sind relativ leicht zugänglich und es kann leicht kontrolliert werden, ob die Kastration eine vollständige war. Auch besitzt er deutliche extragenitale Sexualcharaktere in Form der hypertrophierten Armmuskeln und Brunftschwielen, welch letztere den innersten, beim Männchen stark verdickten Finger bedecken, der gewöhnlich Daumen genannt wird, in Wirklichkeit aber dem Zeigefinger entspricht. Einzige Gefahr des Mißlingens ist die Sepsis, und sie kann wirklich nur schwer vermieden werden. Von genitalen subsidiären Organen hat *Nußbaum* den Größenveränderungen der Samenblase Aufmerksamkeit geschenkt. All diese Merkmale, Armmuskeln, Schwielen und Samenblasen sind Brunftcharaktere, d. h. sie machen eine jährliche Evolution und Involution durch und zeigen sich nur während der Brunftperiode auf dem Höhepunkte ihrer Entwicklung, während sie andererseits zu gewisser Jahreszeit, beim Grasfrosch im Hochsommer, fast vollständig vermißt werden. Bei Kastraten verschwinden, wie wir bereits gehört haben, laut *Nußbaum* die Evolutionsprozesse der genannten Merkmale für immer, während sie laut *Steinach* (1894) im Gang bleiben.

Nachdem *Nußbaum* seine Kastrationstechnik zu gehöriger Vollendung gebracht hatte, begann er damit, Hodenbrei in die nicht gereizte Bauchhöhle aseptisch hineinzubringen, der aber spurlos resorbiert wurde, gleichgültig, ob es dasselbe Individuum, ein anderes Individuum desselben oder entgegengesetzten Geschlechtes, oder eine andere Art, nämlich Rana esculenta, war. Dann wurde ein ganzer Hoden in die Bauchhöhle desselben Tieres gebracht, wo er anwuchs und mit Gefäßen versorgt wurde; trotzdem degenerierte er und daher ebenso die Daumenschwielen und Samenblasen — „das Tier war und blieb ein echter Kastrat". Hingegen gelang die Anheilung kleiner Stücke, nachdem die Baucheingeweide kurz hervorgezogen, dadurch der Luft ausgesetzt, gereizt und hyperämisch gemacht worden waren. Die Sektion ergab das Vorhandensein von 3 kleinen Hoden, je einer an der Wand des Dünndarms, am Mesenterium und am Fettkörper. Die Spermatogenese war vorhanden, nur etwas zurück, sie entsprach dem Stadium des August statt des Mai im folgenden Jahre. Die Daumenschwielen hatten körnerreiche Drüsen und eine Größe, wie sie sich sonst bei normalen Männchen im August findet. Das Epithel der Samenblasen und der *Wolff*schen Gänge ist ebenfalls dementsprechend entwickelt. *Nußbaum* erblickt darin noch keinen entscheidenden Beweis für Abhängigkeit der Brunftorgane vom Sekret der Hodensubstanz; wohl aber einen Beweis dafür, daß die Brunftorgane sich nicht der Jahreszeit, sondern dem jeweiligen, hier künstlich verschobenen Zustande des Hodenwachstums entsprechend verändern.

Einen Schritt weiter brachte *Nußbaum* (1909 a) die Implantation von Hodensubstanz oder mit physiologischer Kochsalzlösung gemischtem Samenblaseninhalt in die großen Lymphsäcke, welche sich unter der Rückenhaut des Frosches befinden. Einmalige Implantation hatte keinen Erfolg, falls die Stücke degenerierten und nicht anwuchsen; falls sie aber anwuchsen, gleicht der Versuch dem vorigen und entscheidet nicht mehr als dieser. Zweimalige Implantation in großen Abständen und völlige Resorption der Implantate war ebenso negativ. Viermalige Implantation von Hodenstücken und einmalige Injektion von Samenblaseninhalt in die Lymphsäcke bewirkten jedoch Vergrößerung der Samenblasen und Daumenschwielen und Bildung eines feinen Chagrins an ihrer Oberfläche. Histologische Untersuchung ergibt volle Degeneration der implantierten Hodensubstanz und völliges Fehlen von Blutgefäßen in ihr. „Es müssen somit gewisse, vorläufig freilich noch unbekannte Stoffe der eingeführten Hodenteile in den Kreislauf des Kastraten überführt worden sein und Wirkungen hervorgebracht haben, wie sie am normalen Tiere sich zeigen. . . Dieser Versuch widerlegt die Annahme, daß ein von den Hoden ausgehender Nervenreiz das Wachstum der Brunftorgane auslösen kann." Weil aber der Ausfall dieses Versuches dem Autor noch zu undeutlich war, nahm er eine häufige Übertragung frischer wirksamer Hodenstücke in die Lymphsäcke vor, deren Reste er jedesmal bald wieder entfernte, sowie häufig wiederholte Injektion zermalmter Hodensubstanz. Mit Extrakten wurde hier absichtlich nicht gear-

beitet, da die Auslaugung wirksame Stoffe entfernen oder schädigen könnte. Der Versuch hatte dasselbe Resultat wie der vorige, nur viel deutlicher und dadurch besonders beweisend, daß er auch an mageren Tieren gelang, die selbst normalerweise nicht sehr zur Entwicklung ihrer Brunftcharaktere neigen. *Nußbaum* durfte also den Beweis als erbracht ansehen, „daß diese Wirkung in einem chemischen Einfluß begründet ist, der nicht allein vom normalen, lebenden Hoden, sondern auch von der überlebenden aus dem Zusammenhange mit Gefäßen und Nerven gelösten Hodensubstanz ausgeht".

Weiter hat *Nußbaum* (1907 a, 1909 b) den einen Vorderarmnerven durchschnitten und nun die Muskeln, Drüsen und Papillen dieser Seite nicht (wohl aber der anderen Seite) hypertrophieren sehen. Daraus schloß er, daß das Hodensekret zunächst auf nervöse Zentren wirkt und dort bestimmte Gangliengruppen reizt; diese erst erzeugen dann mit Hilfe zentrifugaler Nerven Form- und Stoffwechselveränderungen in den betreffenden innervierten Organen. Dieser Folgerung widersprach *Pflüger* (1907), da die Nervendurchschneidung Motilität, Sensibilität, vasomotorische und sekretorische Nerven lähmt und schon dadurch das Ausbleiben der Brunfthypertrophien erklärt. — An die Arbeit von *Harms*, die wir schon im vorigen Kapitel berücksichtigt haben, braucht hier nur mehr kurz erinnert zu werden, indem auch *Harms* die Regeneration der Daumendrüsen durch Hodenimplantation sowie Injektion zermalmter Hodensubstanz in den Rückenlymphsack der Kastraten erzielte.

Neuerdings hat *Steinach* (1910) in den Rückenlymphsack kastrierter Frösche Hodensubstanz injiziert und den Befund von *Nußbaum*, soweit er vorzeitige Vergrößerung der Daumenschwielen betrifft, bestätigt. Sein Hauptaugenmerk wandte *Steinach* jedoch dem Umklammerungsreflex zu. Normale Froschmännchen haben zu gewissen Zeiten, nämlich kurz vor und während der Brunftzeit, den unwiderstehlichen Drang, alles fest zu umarmen, was ihnen zwischen die Vordergliedmaßen kommt, insbesondere, was die Brusthaut oder gar die Daumenschwielen berührt. Die Daumenschwielen fand *Steinach* diesbezüglich viel empfindlicher als die Brusthaut, deren Empfindlichkeit *Goltz* hervorhob (1869). Sie klammern sich auch im Freien nicht nur an Weibchen der eigenen Art, sondern auch fremder Arten und an Männchen, sowie blindlings an Fische, wodurch sie in Karpfenteichen oft großen Schaden anrichten, ja sogar an treibende Holzstücke. An den Fingern des Experimentators können sie in der Luft hängend gehalten werden. *Steinach* hatte beobachtet, daß dieser Umklammerungsreflex auch bei Kastraten nicht endgültig schwindet, sondern, gleichwie die Vergrößerung der Daumenschwiele, in leichterem Grade bei jeder Brunftperiode von neuem auftritt. *Steinach* hatte ferner nachgewiesen, daß man jenen Reflex in jedem Moment auch außerhalb der normalen Brunstzeit operativ hervorrufen kann durch Zerstörung bzw. Ausschaltung der Hemmungszentren für diesen Reflexmechanismus. Das kürzeste Verfahren ist die Dekapitation zirka an der Grenze zwischen verlängertem Mark und Mittelhirn. Die exaktere

Methode besteht in der Exstirpation oder Kauterisierung der die Hemmungszentren bergenden Teile am bloßgelegten Gehirn. *Langhans* (zit. nach *Steinach*) hat gefunden, daß die Hauptzentren in den distalen Teilen der Corpora bigemina und im Kleinhirn liegen. Daß man bei normal brünstigen, umklammernden Froschmännchen durch Anstich der Corpora bigemina die Paarung unterbrechen kann, hat zuerst *Tarchanoff* (*Pflüger*s Arch., XL, zit. nach *Steinach*) beschrieben. *Langhans* hat aber auch beobachtet, daß bei vorsichtiger Querschnittsführung durch das proximale Stück der Oblongata oft eine Verstärkung des Krampfes zu erzielen ist, so daß man noch zerstreute Zentren in der Medulla oblongata annehmen muß, deren Verteilung sich individuell etwas verschieden verhält. Aus diesen Experimenten von *Tarchanoff, Langhans* und *Steinach* „ergibt sich, daß der Umklammerungsmechanismus des Froschmännchens außerhalb der Brunftzeit unter der Herrschaft eines Hemmungstonus steht, und daß die Grundbedingung für das Zustandekommen der natürlichen Brunft auf Herabsetzung, bzw. Sistierung dieses Hemmungstonus beruht".

An diese Feststellungen knüpfen nun die Injektionsversuche von *Steinach* (1910) an, welche ich vorhin zu referieren begonnen habe. In den Rückenlymphsack von Kastraten, die zur Operationszeit keinerlei Umklammerungsneigung zeigten, wurde Hodensubstanz normaler Männchen mit regem Umklammerungsreflex eingespritzt. Nach 12—24 Stunden schon war auch bei den Kastraten die Umklammerung auslösbar. Nach 3—4 Tagen klingt die Auslösbarkeit wieder langsam ab, was durch Auswaschen des Lymphsackes mit physiologischer Kochsalzlösung beschleunigt werden kann. Durch eine zweite Injektion wird die Erscheinung von neuem, und zwar meist in gleicher Intensität, wachgerufen. Auf anderen Reflexgebieten tritt dabei keine Steigerung der Erregbarkeit ein. Das Hodensekret entfaltet also eine elektive Wirkung auf die den Brunftreflex beherrschenden Zentralorgane. Da die Injektionen durchaus nicht unschädlich sind, darf man sie nicht zu oft wiederholen. Bereits *Loisel, Lambert, Bucura* (1907 a) haben auf die Giftigkeit der injizierten Organextrakte hingewiesen. *Steinach* machte die Erfahrung, daß die Tiere unter starker Verfärbung und ödematöser Anschwellung zugrunde gehen, wenn man zu viel Substanz oder zu häufig injiziert. Alle 10 Tage kann man aber ruhig injizieren, ohne die Tiere weiter zu schädigen, und erzielt dadurch bei ihnen, notabene auch bei Kastraten, eine Ausdehnung der Brunft weit über die Zeit der normalen Brunftperiode hinaus: man erhält Tiere, die dauernd brünftig bleiben. In bezug auf die Wirkung von artgleichem und artfremdem Hodensekret bestehen nur graduelle Unterschiede. Man kann durch Sekret von brünftigen Rana fusca-Männchen Umklammerung auch bei Rana esculenta-Kastraten erzielen, wenngleich schwächer.

Unter einer größeren Anzahl von Fröschen gibt es immer auch solche, die, obwohl sie keine Kastraten sind, dennoch zur normalen Zeit nicht brünftig werden. Auch diese von ihm „Impotente" genannten Frösche behandelte *Steinach* durch Hodensubstanz-Injektionen mit dem Erfolg, daß

nunmehr Umklammerungsneigung in noch höherem Grade hervorgerufen wurde als bei Kastraten (32 von 34 Versuchen positiv). Durch Injektion in entsprechenden Pausen kann die Impotenz dauernd aufgehoben werden. Dies erinnert an alte, oft als unglaubwürdig hingestellte Versuche von *Brown-Séquard* (1889), der im Alter von 72 Jahren sich selbst Injektionen von Tierhodenextrakt machte und einen verjüngenden Einfluß hiervon wahrnahm. Übrigens sind ja diese Versuche in neuer Zeit durch *Zoth* und *Pregel* exakt bestätigt worden, indem Suggestion vermieden und festgestellt wurde, daß subcutane Injektion von Spermaextrakt zwar nicht für sich allein, wohl aber in Verbindung mit Muskelübung eine Zunahme bis 50°/₀ an ergographisch gemessener Muskelleistung erreicht. Im Vergleich zur Auslösung des Umklammerungsreflexes ist das Wachstum der Samenblasen und Daumenschwielen ein ungleich langsameres; *Steinach* schließt daraus, das Primäre sei immer die elektive Wirkung der Brunftsubstanzen auf die Zentralorgane, wo die Hemmungen beseitigt werden, und es läßt sich vermuten, daß unter Vermittlung des Zentralorgans erst sekundär — vielleicht durch lokale, stark vermehrte Blutzufuhr — das Wachstum der übrigen Geschlechtsmerkmale angeregt wird.

In der Erwartung, daß der innersekretorische Stoff in gewissen Teilen des Zentralnervensystems angreift und aufgespeichert wird, hat ferner *Steinach* (1910) einer Serie von Kastraten und Impotenten Hirn und Rückenmark brünstiger Männchen injiziert, einer zweiten Serie das Zentralorgan von Kastraten, einer dritten dasjenige von Weibchen. Bei der ersten Serie trat starker Umklammerungstrieb ein. Zur Kontrolle injizierte *Steinach* des weiteren verschiedene andere Organextrakte, wie frischen Magen-, Muskel-, Lebersaft, sowie abgekochte Hodensubstanz. Der Erfolg war überall negativ. Nur Ovarialsubstanz vermag einen schwächer und weniger auslösbaren Umklammerungsreflex zu erzeugen. Auch die Hodensubstanz selbst ist nicht zu allen Zeiten gleich wirksam, z. B. ist sie bei Männchen, welche vor einer Weile Samen entleert haben, fast unwirksam. *Meisenheimer* (1911) brachte durch Einführung von Ovarialsubstanz in die Rückenlymphsäcke männlicher kastrierter Frösche die Brunftschwielen zur Entwicklung, nur in etwas schwächerem Maße als durch Hodensubstanz.

Eigentliche Transplantation der Hoden hat *Steinach* (1910) an jungen Ratten vorgenommen und diese Versuchstiere, welche natürlich vorher kastriert worden waren, zu voller Männlichkeit heranreifen sehen. Es wurden stets beide Hoden transplantiert, und zwar immer die ganzen Organe; sie wurden in verschiedener Entfernung vom Becken und in verschiedener Lage an die Innenfläche der seitlichen Bauchmuskulatur versetzt. Solche Tiere zeigten nach Erreichung des geschlechtsreifen Alters vollkommen ausgebildete, mit ihren Sekreten gefüllte Prostatae und Vesicae seminales, normal gestalteten Penis samt Schwellkörper, Libido und Potentia coëundi et ejaculandi erwachten zum richtigen Termin und bestanden mit ganzer Kraft fort. Das Ejakulat besteht natürlich nur aus den Sekreten der genitalen Anhangsdrüsen, es enthält keine Spermatozoen. Die an die Muskulatur angesetzten

Hoden hatten sich an der fremden Stelle zumeist ganz schön entwickelt, waren nur infolge der Unterernährung etwas kleiner als bei gleichaltrigen normalen Tieren; aber ihr sonstiges Aussehen, Farbe, Spannung ist erhalten geblieben. Bei 9 von 46 Tieren waren die Hoden etwas geschrumpft oder kümmerlich, wogegen der Kopf des Nebenhodens sich vergrößert zeigte; bei diesen Ratten nehmen die Genitalorgane, Samenblasen und Prostata, eine Zwischenstufe zwischen voller Männlichkeit und Kastratentum ein, ausgenommen den Penis, der auch hier ganz ausgebildet erscheint.

Da die Samenblasen schon in der 4.—7. Lebenswoche der Ratten merklich zu wachsen beginnen, zu einer Zeit also, um welche von Spermatogenese keine Rede sein kann, war zu vermuten, daß das wirksame Sekret nicht von den generativen Zellen geliefert wird. Histologische Untersuchung der an fremder Stelle eingeheilten Hoden bestätigte diese Vermutung: die spermatogenen Gewebe sind hier nicht zur Entwicklung gekommen, sondern die transplantierten Hoden verdankten ihr normales, pralles Aussehen nur den *Leydig*schen Zwischenzellen; ja diese sind in den Transplantaten sogar erheblich mächtiger entwickelt als in den gewöhnlichen Hoden. Somit gelangen auch diese Versuche schließlich zu dem Resultat, daß das Zwischengewebe den eigentlich innersekretorischen Anteil der Geschlechtsdrüse darstellt, gleichwie es schon vorher die im IV. Kap. besprochenen Befunde von *Bouin* und *Ancel* (1904 a etc.) an kryptorchen Hengsten und die Röntgenstrahlenexperimente von *Tandler* und *Grosz* (1907) an Rehböcken wahrscheinlich gemacht hatten.

Ein weiterer Versuch von *Bouin* und *Ancel* (1906) bleibt, da er mit der Injektionsmethode ausgeführt ist, noch jetzt zu erwähnen: die Genannten bereiteten Extrakt aus dem interstitiellen Gewebe des Hodens und injizierten ihn subcutan in Meerschweinchen; dadurch vermochten sie deren Wachstum zu fördern und gleichzeitig sämtliche Kastrationsfolgen aufzuhalten. Ebenso verhinderten *Athanasow* sowie *Walker* (1900) bei kastrierten Hunden den Prostataschwund durch Injektion von Hodensubstanz. *Dor, Maisonneuve* und *Meurids, Parhon* und *Goldstein* sowie *Monziols* erreichten Hemmung der Knochenentwicklung nach Injektionen von Hodensaft unter die Haut. *Fichera* (1906) hat die Vergrößerung der Hypophyse nach Kastration durch solche Einspritzungen rasch zum Rückgange gebracht.

Der Versuch von *Goltz* (1874), *Goltz* und *Freusberg* (zit. nach *Nußbaum* 1905 a, S. 71, 72), in welchem eine Hündin nach Durchtrennung des Rückenmarkes in Höhe des ersten Lendenwirbels brünstig wurde, sich, wenn auch sichtlich ohne Lust, begattete und ohne fremde Hilfe ein lebensfähiges normales Junges gebar und säugte, ferner der gleich ausgehende Versuch von *Goltz* und *Ewald,* wo der Versuchshündin sogar ein Stück Lumbosakralmark herausgenommen worden war, spricht natürlich nicht gegen die Deutung einer Erotisierung von Zentren, welche *Nußbaum* und *Steinach* ihren Resultaten gegeben haben. Jene beiden Versuche zeigen nur, daß Brunft etc. nicht durch einen Rückenmarksreflex hervorgebracht wird. Dasselbe gilt von der klinischen Beobachtung *Brachets* an einer Frau mit Rückenmarks-

lähmung in den unteren Partien, die trotzdem empfing und schwanger wurde. Gleiches gilt endlich selbst von dem Versuche *Sherringtons*, der das Rückenmark in der Nackengegend und kopfwärts davon, außerdem die (in den *Goltz*schen Versuchen unversehrt gebliebene) Verbindung zwischen Mark und Sympathicus durchtrennte. Da die Hauptzentren der Erotisierung in den Corpora bigemina und im Cerebellum, sowie nach *Bucura* (1907 a) wirkliche Ganglienzellen im Ovarium liegen, bleiben noch genug Möglichkeiten übrig, welche die auch im zuletzt erwähnten Falle normale Dauer und Wiederkehr der Brunft unter Vermittlung des Nervensystems herbeigeführt haben konnten.

Wir wenden uns wieder den Injektionsversuchen mit Gonadenextrakten zu, von denen zunächst die von *Bestion de Camboulas* Interesse beanspruchen. Er verwandte als Versuchsobjekte sowohl Männchen als Weibchen von Hunden, Meerschweinchen und Kaninchen, bestätigt die giftige Wirkung großer Extraktmengen und findet, daß die tödliche Dosis etwa doppelt so groß ist für nicht trächtige im Vergleich zu trächtigen Weibchen und zu Männchen. Bei nicht giftigen Dosen gewannen die Weibchen, verloren die Männchen an Gewicht. Die Nutzanwendung dieser Versuche für die praktische Medizin besteht darin, daß schwangere Frauen nie Ovarienextrakte erhalten sollen, wogegen die Klimaxbeschwerden, Chlorose und Amenorrhöe sehr günstig beeinflußt werden können. *Brown-Séquard*, dessen Versuche: die Alterserscheinungen durch Injektion von Hodenextrakten zu mildern, schon Erwähnung gefunden haben, erprobte dasselbe auch mit Ovarienextrakt (1889 bis 1893), der aber nicht so wirksam war, wie Hodenextrakt. — *Jentzner* und *Beuttner* machten die Erfahrung, daß Ovarienextrakte, in kastrierte, gleichviel ob artgleiche oder artfremde Tiere injiziert, hinsichtlich der Atrophie des Uterus frische Ovarien bei weitem nicht ersetzen können; *Carmichael* und *Marshall* (1907) bestätigen dies. *Marshall* und *Jolly* (1905) fanden, daß man durch Injektion von Extrakten, die aus Ovarien brünftiger Tiere hergestellt sind, bei nicht brünftigen Tieren Kongestionen in den äußeren Genitalien (Schwellung der Vulva etc.) hervorrufen kann. *Lane-Claypon* und *Starling* sahen einen ähnlichen Effekt (Kongestion im Uterus) eintreten. wenn sie Ovarienextrakte trächtiger Tiere zur Injektion benutzten. *Hallion, Delille* haben durch intravenös injizierte Extrakte getrockneter Ovarien in der Menge von 5 *g* Senkung des arteriellen Blutdrucks mit Abnahme des Nierenvolumens und des Volumens der Nasenschleimhaut sowie elektive Erweiterung der Schilddrüsengefäße erhalten, was aber in Anbetracht der in vielen Gewebsextrakten enthaltenen Depressionsstoffe keinen Schluß auf spezifische innere Sekrete der Ovarien zuläßt, übrigens bei der Wiederholung durch *Biedl* (1910, S. 358, 377) auch nicht bestätigt werden konnte. Nach *Baum* soll das Spermin lokale Gefäßerweiterung hervorrufen. Eine von *Serralach* und *Pares* verabfolgte intravenöse Injektion einer Glycerinemulsion des Hodens erzeugt in der Harnblase den genito-vesikalen Reflex (Verschluß des Blasenhalses und Erschlaffung der Blasenwand). — *Dixon* und *Taylor* haben frische menschliche Plazenten, die kleingehackt und

mit Alkohol extrahiert, filtriert, eingedampft und abermals ausgezogen, filtriert und eingedampft wurden, in physiologischer Kochsalzlösung intravenös injiziert. „Es erwies sich, daß diese Substanz eine energische Erhöhung des Blutdruckes hervorrief, welche genau der Wirkung des Adrenalins entsprach. Ferner bewirkte sie charakteristische Kontraktionen der glatten Muskulatur des Uterus.“ Das spricht denn doch sehr für spezifische Wirkung. Da, wie wir noch hören werden, gewisse wirksame Substanzen ebenso im Ovarium wie in der Plazenta und im Fötus enthalten zu sein scheinen, in den beiden zuletzt erwähnten Sekretionsquellen aber weitaus intensiver, so dürfen wir in der hier wie auch sonst wiederholt erzielten Blutdruckerhöhung und Gefäßerweiterung bedeutsame Symptome sehen, welche den Blutzufluß zu den Geschlechtscharakteren erhöhen. Sie zeigen damit zugleich an, daß die mangelhafte Ernährung der Geschlechtscharaktere bei den Kastraten eine Folge der dann im Gegenteile ausbleibenden Druckerhöhung und Gefäßerweiterung darstellt. — *Maignon* war durch Schwankungen, die im Glykogengehalt der Meerschweinchenmuskeln auftreten, darauf geführt worden, daß jene Schwankungen einem Einflusse der Gonaden entstammen mögen; in der Tat wurde durch Kastration eine merkliche Herabsetzung des Glykogengehaltes im Muskel erzielt. Umgekehrt eine Erhöhung des Glykogengehaltes durch Injektion von Hodensaft in normale Tiere, während diese Injektion in Kastraten und Weibchen keinerlei Wirkung produzierte.

Mit Hilfe der Injektionsmethode ist jetzt auch die schwierige Frage der Entscheidung zugeführt worden, welchem Sekrete die Hypertrophie der Brustdrüse während und die prompte Milchsekretion nach Abschluß der Schwangerschaft verdankt wird.

Bevor wir auf den entscheidenden Injektionsversuch zu sprechen kommen, müssen wir auf diejenigen Ansichten Bedacht nehmen, welche teils auf experimenteller, teils auf vergleichender Basis zu ihm hinführten. Zuerst hatte *Halban* (1901 a) gezeigt, daß bei Meerschweinchen, die im neugeborenen Zustande ovariektomiert werden, Brustdrüse und -Warze sehr klein bleiben; solche Paralleltiere aber, denen er ein Ovar unter die Haut transplantiert hatte, besaßen normalgroße Zitzen und Brüste mit reichlichem, alveolarem Drüsenparenchym. *Halban* hatte es darnach immer noch als möglich hinstellen müssen, daß nicht das Ovarium, sondern der Uterus das direkt sezernierende Organ sei und nur durch die der Kastration folgende Atrophie mittelbar verhindert werde, die Brust zum Wachstum anzuregen. *Foges* (1908) schaltete diese Fehlerquelle aus, indem er an Häsinnen und Katzen den Versuchsreihen, in denen er *Halbans* Ergebnisse vollkommen bestätigt fand, eine solche nur mit Uterusexstirpation hinzufügte; in dieser letzteren blieben sowohl die Ovarien als auch die Brustdrüsen vollkommen normal und entwickelten sich gut.

Die Hypertrophie der Mamma während der Schwangerschaft kann aber, wie *Halban* (1905) deduktiv erschloß, nicht vom Ovarium herrühren: es ist ja in dieser Zeit beinahe außer Tätigkeit gesetzt und die Hypertrophie tritt auch in Abwesenheit des Ovars ein: kastrierte Frauen können

ihre Kinder stillen. Da die Graviditätsveränderungen sich bei Molenschwangerschaft und toten Früchten — das Absterben des Fötus löst ebenso die Milchsekretion aus wie sein Wegfall durch die Geburt zu richtigem oder vorzeitigem Termin in zweiter Hälfte der Schwangerschaft — geradesogut einstellen, war mit Hilfe der vergleichenden Untersuchungsmethode kein anderer Schluß möglich als der, daß die Plazenta bzw. Chorionepithel und Trophoblast das sezernierende Organ sei. Die Plazenta produziere ein ähnliches Sekret wie das Ovarium, nur intensiver und in Stellvertretung des in der Tragezeit fast ausgeschalteten Eierstockes. Die gleichsinnigen Veränderungen, welche außer bei der Mutter auch noch beim Fötus selbst auftreten: die histologischen Veränderungen in der Mamma, häufig verbunden mit Absonderung von „Hexenmilch", und zwar beim Knaben wie beim Mädchen; Prostatahypertrophie bei ersterem, Hypertrophie und Hyperämie der Gebärmutter bei letzterem und das Vorkommen von Leukozytose, Fibrinvermehrung, Nierenschädigung und Ödemen infolge der Schwangerschaftsgifte; puerperale Involution all dieser Organe, Resorption dieser Substanzen nach der Geburt und Wegfall des Mutterkuchens sind weitere Stützen jener Anschauung.

Die experimentelle Methode weist trotzdem darauf hin, daß der Körper des Fötus für die Schwangerschaftshypertrophie der Mamma in erster Reihe verantwortlich sei. *Starling* und seine Mitarbeiter *(Lane-Claypon* und *Starling, Bayliss* und *Starling)* haben jungfräulichen Kaninchen Extrakte von Föten, Ovarien, Uterusmukosen und Plazenten subkutan injiziert, aber nur durch die ersten in sechs Fällen Hyperplasie des Drüsenparenchyms erhalten. *Foà* hat diese Versuche bestätigt und dahin erweitert, daß man Anschwellung der Mammae und Colostrum-Absonderung bei jungfräulichen Kaninchen auch durch Rinderfötenextrakt hervorrufen könne. *Biedl* und *Königstein* (s. *Biedl* 1910, S. 343) haben gleichfalls mit Placenten (wiederholte intraperitoneale Injektion von Extrakten und Implantation frischer Plazenten in die Bauchhöhle) an jungfräulichen Kaninchen erfolglos gearbeitet, hingegen mit Embryonenextrakten starke Entwicklung der Brustdrüsen mit folgenden feineren Merkmalen gewonnen: „zahlreiche Drüsengänge mit oft recht ausgeprägter Verzweigung oder mindestens Knospenbildung; das Lumen der Drüsenschläuche erweitert, in einigen Fällen zelliges Sekret enthaltend; das Epithel meist mehrschichtig, Hyperämie in fast allen Fällen, Bildung von Acinis nur vereinzelt und andeutungsweise; auch die Ausführungsgänge viel stärker entwickelt und erweitert". Injektion war wirksamer als Implantation, die Veränderungen waren um so deutlicher, je mehr Material einverleibt wurde.

Auch *Basch* pflichtet den zuletzt besprochenen Arbeiten bei, indem die Implantation von Plazentargewebe bei jungfräulichen Hunden keine Hyperplasie der Brustdrüse erzeugte; seine Ergebnisse weichen hinwiederum in einem kritischen Punkte von den vorher referierten ab: als nämlich *Basch* einer jungfräulichen Hündin die Ovarien einer graviden Hündin unter die Rückenhaut implantierte, trat Wucherung der Brustdrüse ein

und nach 8 Wochen war durch Plazentarinjektionen Milchabsonderung auslösbar. Der Schlußfolgerung von *Basch,* daß die Mammahypertrophie auch in der Gravidität vom Ovar abhänge, das den Boden für eine längere Tätigkeit der Brustdrüse vorbereite, ist nach *Biedl* (S. 344) mit Rücksicht auf das erwiesene Gehemmtsein des Ovars der Graviden in bezug auf Funktion und Sekretion nicht beizupflichten, um so weniger als die Versuchshündin zwei Ovarien besaß, das eigene jungfräuliche und das implantierte der graviden, von denen zwar jedes für sich unzureichend gewesen sein dürfte, um die Mammahypertrophie zustande zu bringen, die aber zusammen diese Wirkung schon zustande gebracht haben können. Ich möchte dafür in aller Bescheidenheit die Vermutung äußern, daß doch wohl, außer der wachstumsfördernden Wirkung des Ovars in Pubertät und Menstruation und außer derjenigen des Fötus in der Gravidität auch noch der Plazenta eine solche Wirkung zukommen mag und die Sekrete aller drei Gebilde eine nahe Verwandtschaft aufweisen. Wahrscheinlich summieren und ergänzen sie sich, treten vikariierend füreinander ein; wenn daher in gewissen Fällen der Fötus sich bei Injektion und Implantation als besonders wirksam erweist, wird man von vornherein vermuten dürfen, daß bei demselben Material die Plazenta bis zur Unmerklichkeit dahinter zurückstehen werde. Auch die Abstammung der drei genannten Gebilde macht es plausibel, daß neben der Ansicht von *Lane Claypon* und *Starling, Biedl* und *Königstein* auch diejenige von *Halban* und von *Basch* bis zu einem gewissen Grade zu Recht besteht. Freilich müßten erst fortgesetzte Experimente die bereits weitgediehene Klärung vollenden; die Experimente wären einerseits jetzt besonders hinsichtlich der Plazenta zu vermehren, andrerseits der Reihe nach mit den verschiedensten isolierten Organen des Fötus vorzunehmen. Es könnte leicht sein, daß man dann zu überraschenden Resultaten käme, z. B. im Hinblicke auf die frühzeitige Anlage und verhältnismäßig üppige Entwicklung des interstitiellen Gonadengewebes sowohl im weiblichen wie im männlichen Embryo.

Nun wäre noch die Frage zu beantworten, wie es denn kommt, daß gerade im richtigen Moment — nach der Geburt bzw. nach Abortus und vorzeitigem Absterben der Frucht in utero — die Milchsekretion voll einsetzt, nachdem sie vorher sich nur in schwacher Colostrumabsonderung geäußert hatte. Betrachtet man jene Sekretion als Symptom der Höherentwicklung, so steht man allerdings vor einem Rätsel; mit Recht macht aber *Biedl* (1910, S. 345) aufmerksam, daß man darin bereits den ersten Schritt zur Rückbildung, nämlich dissimilatorischen Zerfall zu sehen habe. Das gleiche Erklärungsprinzip wird, beiläufig bemerkt, vielleicht auch die Schwierigkeit beheben, in der man sich heute noch der Prostatahypertrophie nach Hodenverödung im Greisenalter gegenüber zu befinden glaubt. Die Prostatahypertrophie hat bei Einsetzen der Testikelaltersatrophie nur eben ihren höchsten Grad erreicht, die nun einsetzenden Beschwerden sind aber, wenn meine Vermutung zutrifft, nicht die Folge eines unerklärlichen, weil in Abwesenheit der Hodensekrete weiterschreitenden Wachstums,

sondern einer Degeneration, die sich noch lange nicht in Größenrückgang äußern muß.

Den Beschluß der Injektionsexperimente mögen die von *Straßmann* machen; er bediente sich übrigens keines Organextraktes, sondern injizierte nur Gelatine, Glycerin oder Kochsalzlösung in den Eierstock von Hündinnen, wodurch er dort Drucksteigerungen hervorrief, die brunftähnliche Erscheinungen im Gefolge hatten: Schwellung und Rötung der Vulva, der Klitoris, der Brüste neben Sekretion schleimiger Massen aus der Scheide.

Sehr zahlreiche Versuche, in denen Ovarien exstirpiert und nachher im ganzen oder zerstückten Zustande an andere Stellen desselben Individuums oder an die zuständige Stelle anderer weiblicher Individuen, Männchen oder anderer Spezies und Rassen transplantiert wurden, haben zumeist nur den Zweck verfolgt, festzustellen, inwiefern die Anheilung, Fortentwicklung und normale Funktion des Organes auf fremden Substraten gelingen könne; zum anderen Teil bestand das Problem, welches die betreffenden Experimentatoren sich vorlegten, darin, wie wohl die Jungen beschaffen sein mögen, welche aus einem Ovarium in fremder Rasse oder Art hervorgehen. Der Schwerpunkt dieser Versuche (z. B. *Arendt, Cramer, Castle* und *Philipps, Daels, Foà, Guthrie, Grigorieff, Harms, Heape, Herlitzka, Kammerer, Magnus, Morgan, Rubinstein, Sauvé, W. Schultz, Stockard* — nicht im Literaturverzeichnis) liegt also einerseits auf dem Gebiete der engeren Transplantations- und Regenerationslehre, andererseits auf dem Gebiete der Vererbungslehre. Beides hat uns hier nicht zu beschäftigen. Nur insoferne, als sich bei einigen Versuchen auch Folgeerscheinungen an den Geschlechtsmerkmalen herausstellten, müssen sie in unseren Bericht einbezogen werden.

E. Knauer (1896—1900) hat die Ovarien bei Kaninchen von der normalen Stelle entfernt und an anderen Stellen des Bauches wieder zur vollkommenen Einheilung gebracht. Kaninchen, welche nur kastriert worden oder bei denen die transplantierten Ovarien atrophiert waren, hatten atrophischen Uterus, was sich auf Muskulatur und Schleimhaut erstreckte, verkleinerte, schlaffe und bandartig flache Uterushörner, hochgradig geschrumpfte Zitzen, welche kleine, kaum tastbare Erhabenheiten darstellten, eingezogenes und trockenes, blaßrosafarbenes äußeres Genitale. Hingegen verhielten sich all diese genitalen subsidiären Organe bei gelungener Transplantation normal. Auch *Ribbert* (1898) verhütete die Atrophie der Brustdrüsen durch Ovarientransplantation in Frühkastrierte.

Halban (1901 a) arbeitete ebenfalls mit Kaninchen und transplantierte die weggenommenen Eierstöcke demselben Tiere unter die Haut. Ist der Versuch gelungen, so sind Uterus und übrige Genitalien nach $^5/_4$ Jahren vollkommen gut entwickelt, wie bei einem normalen gleichaltrigen Tier, während sie bei dem einfachen Kastraten nicht weiterwachsen. Auch bei Pavianen, Cynocephalus, wiederholte *Halban* (1901 b) dieselbe Operation, nämlich Einheilung der exstirpierten und vorher halbierten Ovarien unter die Haut. In zwei von vier Fällen bestand nach der Transplantation

die Menstruation fort und hörte auf, als die überpflanzten Eierstöcke entfernt wurden.

Morris hat einer 20jährigen Frau, die an Amenorrhöe litt und infantilen Uterus besaß, das Ovar einer 30jährigen Frau in den Uterus eingesetzt, worauf nach 2 Monaten Menstruation eintrat. *Glass* hat einer Frau, die infolge Kastration an klimakterischen Beschwerden litt, ein ganzes Ovar transplantiert und dadurch Heilung zuwege gebracht. *Dudley* berichtet über einen Fall, wo das rechte Ovar einer krankheitshalber kastrierten Frau in den Fundus uteri transplantiert wurde: nachher ergab sich regelmäßige Menstruation. *Cramer* transplantierte das Ovar, welches einer Frau behufs Heilung ihrer Osteomalacie exstirpiert worden war, in eine andere Frau mit Atrophie der Genitalorgane. Diese wurden von nun an normal, die längst erloschene Menstruation begann aufs neue und die Brüste sonderten Colostrum ab. *Krönig* entfernte einer an Osteomalacie leidenden Frau beide Ovarien und verpflanzte sie an das Bauchfell; die Krankheit war augenblicklich gebessert, aber als nach 2 Monaten die Menstruation wieder kam, kehrten auch die pathologischen Symptome zurück. *Marshall* und *Jolly* (1905) transplantierten kastrierten Hündinnen die Ovarien zwischen Muskulatur und innen ans Peritoneum; solche Hündinnen bewahrten den normalen Sexualzyklus. Ferner untersuchten *Marshall* und *Jolly* die histologischen Veränderungen des Uterus bei kastrierten Ratten, deren Ovarien sie ans Bauchfell oder in die eine Niere transplantiert hatten. Die Ratten wurden 1—14 Monate nach Operation getötet und verarbeitet: nur die einfach kastrierten Ratten zeigten die bekannten fibrösen oder andersartigen Atrophien im Fruchthalter, jene mit Transplantaten ließen jedes Anzeichen von Uterusdegeneration vermissen, falls das Pfropfstück ordentlich „gefaßt“ hatte. Es war aber, um der Degeneration vorzubeugen, nicht nötig, daß alle Gewebsanteile der verpflanzten Eierstöcke sich konserviert hatten: das Keimepithel war binnen kurzem stets resorbiert; in einigen Fällen war das Stroma vorhanden, die Follikel verschwunden oder das Pfropfstück bestand großenteils nur aus lutealem Gewebe.

Limon pfropfte die Ovarien von Kaninchen unter die Bauchmuskulatur und ans Peritoneum desselben Tieres, denen sie weggenommen worden waren. Die Follikel gingen vielfach zugrunde, aber die interstitiellen Zellen erholten sich nach einer kurzen Periode des Stillstandes; sie mußten es daher gewesen sein, welche in diesen Versuchen die Atrophie des Uterus verhindert haben, und wir dürfen einen neuen instruktiven Fall zu den vielen, schon besprochenen Beobachtungen hinzufügen, die alle im Zwischengewebe den eigentlichen Ursprung der inneren Sekretion vermuten. — Nur *Carmichael* sah trotz gut gelungener homoplastischer Ovarientransplantation bei Kaninchen nicht den Erfolg, daß die Uterusdegeneration ausblieb.

Carmichael und *Marshall* (1907), *W. Schultz*, *Katsch* (zit. nach *Biedl*, S. 349) versuchten die Transplantation artfremder Ovarien, z. B. mit Erfolg solcher des Meerschweinchens in kastrierte Kaninchen, wobei

ebenfalls die Kastrationsatrophie des Uterus aufgehalten werden kann. Nach *Bucura* (1907b) brauchen hierzu nur reifende Follikel vorhanden zu sein, sogar Stromazellen und Corpora lutea können im Transplantat fehlen; umgekehrt reicht ein vollständig intaktes Corpus luteum nicht aus, um die Kastrationsatrophie hintanzuhalten. *Mandl* wies die Entbehrlichkeit des Corpus luteum auch für die Nidation und Weiterentwicklung des befruchteten Eies nach: einem trächtigen Kaninchen transplantierte er dessen linkes Ovar zwischen Fascie und Bauchdecke. Zwei Tage nach dem Wurf und neuer Belegung wurde der bisher an seiner Stelle verbliebene rechte Eierstock entfernt. Trotzdem der transplantierte Eierstock weder ein Corpus luteum graviditatis, noch ein Corpus luteum spurius besaß, verlief die Schwangerschaft ungestört. Bei der von *Bond* ausgeführten Transplantation des einen Kaninchenovars in abnorme Lage bekam es aber parallel mit Schwängerung des Uterus ein etwas abweichend gestaltetes Corpus luteum graviditatis. Hier bestehen also noch Widersprüche, und es erscheint auf Grund des gegenwärtig vorliegenden Materiales nicht möglich, eine sichere Entscheidung darüber zu treffen, erstens welche Gewebsanteile des Ovariums für die verschiedenen Hormonwirkungen verantwortlich sind, zweitens welches die vollständige Aufgabe ist, die der gelbe Körper zu erfüllen hat.

Die Transplantation von Hoden in ein Weibchen (*Bucura* 1907b, *W. Schultz, Foges* 1902) endigte zwar im günstigen Falle mit Einheilung, ja Fortschreiten der Spermatogenese, aber die degenerativen Veränderungen des Genitaltraktes nahmen ungehemmt ihren Verlauf; es unterblieb nur die bei wirklicher Kastration sonst so häufige Zunahme des Körpergewichtes durch Fettansammlung. Glücklicher war *Steinach* (1911, 1912) bei der reziproken Operation an Ratten; seine Ergebnisse werden später besprochen.

Unter den wirbellosen Tieren liegen die bereits bei früherer Gelegenheit herangezogenen Versuche von *Meisenheimer* am Schwammspinner (Lymantria dispar) vor (vgl. hierzu auch das Referat von *La Baume*). Ich hatte darüber schon berichtet, daß die Kastration männlicher wie weiblicher Raupen in bezug auf das Aussehen der aus ihnen hervorgehenden Falter fast wirkungslos blieb: nur eine leichte Konvergenz der Flügelfärbung mußte zugegeben werden, sonst aber waren Männchen und Weibchen ebenso scharf unterschieden wie bei nicht kastrierten Tieren, sie besaßen auch ihre Kopulationsapparate in normaler Gestalt und begatteten sich miteinander. Diejenigen extragenitalen Geschlechtscharaktere, welche sich in Größe, Färbung und Zeichnung des Flügels aussprechen, wurden bei den Kastraten auch dann nicht weiter beeinflußt, wenn nach der Kastration die ganze Flügelanlage entfernt und zur nochmaligen Bildung aus embryonalem Material gezwungen wurde. An diesen Ergebnissen, welche sich im Sinne einer Unabhängigkeit zwischen primären und sekundären Geschlechtsmerkmalen aussprechen, änderte sich auch nichts, als *Meisenheimer* (Zusammenfassung 1908a, 1909a, c) die dritte Stufe der hier möglichen Experimentaltechnik erklomm und Transplantationen ausführte. Hoden verpflanzte er in Weibchen, Ovarien in Männchen. Die Transplantation hatte

als solche vollkommenen Erfolg: eine transplantierte Hodenanlage entwickelte sich in dem neuen Mutterboden, einem weiblichen Raupenkörper, zum vollreifen, mit Spermatozoen strotzend gefüllten Hoden, eine transplantierte Ovarialanlage im männlichen Körper zum typischen Eierstock. Im letzteren Falle degenerierten die Hoden, welche nämlich nicht entfernt worden waren, sie mußten gewissermaßen den eingesetzten Ovarien weichen, ihre Ableitungsgänge aber blieben erhalten und verwuchsen sogar in manchen Fällen mit denen der eingebrachten Ovarien. Es ist also die Keimdrüse des anderen Geschlechtes nicht nur dem Organismus eingefügt, sondern sie bezieht auch aus ihm ihre Nährstoffe, gibt natürlich auch Stoffwechselprodukte an ihn ab usw. Trotzdem ist eine Einwirkung auf die extragenitalen und genitalen Geschlechtsmerkmale absolut nicht erkennbar. Auch die psychischen Sexualcharaktere blieben die gleichen. „Eine Wechselwirkung zwischen primärem Geschlechtsapparat und Geschlechtsinstinkten besteht", sagt *Meisenheimer*, „in keiner Form und in keinem Grade."

Was die bloße Kastration anbelangt, hatten die Versuche *Meisenheimers* zwei Vorläufer gehabt, *Oudemans* und *Kellogg,* welche auch schon zu demselben Ergebnisse gelangt waren. Was die Kombination der Kastrationsmethode mit der Transplantation anbelangt, haben die *Meisenheimer*schen Versuche bereits einen Nachfolger gehabt in Gestalt der Arbeiten von *Kopeć,* von denen wir jetzt dasjenige, was Transplantation angeht, nachzutragen haben. *Kopeć* benützte ebenfalls den Schwammspinner, außerdem aber Nonnen (Psilura monacha), Nachtpfauenaugen (Saturnia pavonia), Ringelspinner (Malacosoma neustria), Goldafter (Euproctis chrysorrhoea) und Eichenspinner (Gastropacha quercifolia). Sein erstes Experiment (1908) bestand darin, kastrierten Raupen eine recht große Menge Blut aus einer nicht kastrierten Raupe derselben oder einer anderen Spezies zu injizieren. Der Versuch war ganz negativ. Zwar waren heftige toxische Erscheinungen nach vollzogener Transfusion zu beobachten, Lähmungserscheinungen, Unfähigkeit, die Exkremente zu entleeren, Vorfall des Mastdarmes u. dgl.; aber das infundierte Raupenblut übte weder eine Wirkung auf die Geschlechtscharaktere, noch überhaupt eine gestaltende oder tinktorische Wirkung aus.

Nicht anders erging es *Kopeć,* als er zerriebene Gonaden mit Hilfe einer *Pravaz*schen Spritze in kastrierte Raupen des anderen Geschlechtes injizierte (1910). Die Spritzenkanüle wurde in das erste Abdominalsegment eingestochen, also gerade in die Körpergegend, wo sich die Imaginalscheiben der Schmetterlingsflügel mit den extragenitalen Geschlechtsunterschieden befinden. Das Resultat war dasselbe wie nach Transfusion von Blut, d. h. es ergab sich gar kein Resultat in bezug auf die sexuellen und bei Injektion artfremden Gonadenbreies auch kein Resultat in bezug auf die spezifischen Charaktere. Diese morphogenetische Unempfindlichkeit wird insofern verständlich, als das gesamte einverleibte Material dem Untergange geweiht ist und wahrscheinlich restlos der Phagocytose durch Blutzellen unterliegt, geradeso wie die fremden Blutzellen selbst. Es ergab

sich nur der Unterschied, daß artfremder Organbrei auf die Raupen giftiger wirkte als arteigener; denn nur dort war die Sterblichkeit eine große.

Die Erklärung, daß das implantierte Keimplasma resorbiert wird und daher bis zur Metamorphose des Schmetterlings nicht mehr wirksam sein kann, gilt natürlich nicht für die regelrechte Transplantation ganzer Gonaden. Denn diese bleiben ja auch in den Versuchen von *Kopeć* (1908, 1909, 1911 b) wunderschön erhalten, wachsen an, regenerieren fehlende Stücke, lassen in ihrem Innern die Samenfäden bzw. Ovula entstehen, ja regenerieren Ausführungsgänge, wenn bei der Operation Teile des Vas deferens oder Oviductes an ihnen hängen geblieben waren, bis zu deren vollständiger Wiederherstellung, in einem Falle von Ovarientransplantation in ein Männchen wie bei *Meisenheimer* auch bis zum vollständigen Zusammenwachsen von Eileiter und Samenleiter, so daß gleichsam ein Zwitterleiter entstand. „Wie nicht anders zu erwarten war“, schreibt *Kopeć* (1908, S. 914), „wiesen die Falter in keinem einzigen unter den beschriebenen Fällen irgendwelche Veränderungen in ihrem sexuellen Habitus auf, trotzdem sich in ihnen eine entwickelte andersgeschlechtliche Gonade befand.“ Doch verweise ich auf den oben erwähnten Befund *Meisenheimer*s, wonach der Hoden in einem Männchen mit transplantiertem Ovar degeneriert; auch *Kopeć* (1911 b) hat solche Befunde aufzuweisen: die in männliche Raupen verpflanzten Ovarien entwickeln sich zwar, aber das Gesamtorgan und die Ovula bleiben klein, Zahl und Größe der Dotterkörner ist geringer. *Kopeć* erklärt dies durch die geringe Fettmenge im männlichen Körper und durch den Platzmangel im schlanken männlichen Hinterleib oder von Muskeln erfüllten Thorax —, ob aber mit vollem Recht, möchte ich noch dahingestellt sein lassen. Ebenso annehmbar scheint es jedenfalls, beide Beobachtungen (die von *Meisenheimer* und die von *Kopeć*) dahin aufzufassen, daß wenigstens das heterologe essentiale Geschlechtsorgan im künstlich erzeugten Zwitter, wenn schon nicht dessen Genitale und extragenitale Geschlechtsmerkmale, einer Beeinflussung durch die in der Entwicklung bevorzugte Keimdrüse unterliegt.

Austausch von Keimdrüsen zwischen Männchen und Weibchen oder Erzeugung künstlicher Zwitter mit je einem Hoden und einem Eierstock war bei den sonst für derartige Versuche so geeigneten Wassermolchen (Tritonen) nicht geglückt, woselbst sie von *Herlitzka* und *Bresca* versucht worden war. Innerhalb einiger Monate ist das Transplantat ganz durch eingewuchertes Bindegewebe ersetzt oder nur in Form eines harten, funktionslosen Rudimentes erhalten. Männchen mit Ovarien aber gingen *Bresca* stets zugrunde. Hingegen hatte *Steinach* (1911, 1912) dauernden Erfolg mit jungen Ratten: die in Männchen implantierten Ovarien nehmen hemmenden Einfluß auf das männliche Körper- und Skelettwachstum, und der Penis wird zur Klitoris reduziert. Wurden mit den Ovarien Tuben und Uterus verpflanzt, so nehmen sie im Männchen typische Form und Größe an. Brustwarzen, Warzenhof und Brustdrüse entwickeln sich bis zu einem Grade, wie bei jungfräulichen Vollweibchen. Dimension und Form des Gesamtkörpers solcher „feminierter“ Männchen

gleichen ebenfalls denen eines Weibchens, ferner entstehen das feine, weiche Haarkleid des letzteren und sein typischer Fettansatz. Das feminierte Männchen wird vom normalen Männchen als Weibchen agnosziert und behandelt, besitzt seinerseits keine Spur von männlichem Geschlechtstrieb. In seinen Reflexen (Hochhalten des Schwanzes während der Verfolgung, Ausscharren mit dem Hinterfuß, um das Bespringen zu hindern) gebärdet es sich weiblich. *Steinach* schließt daraus, daß die „Pubertätsdrüsen" (so nennt er das interstitielle Drüsengewebe der Gonaden) nicht identische, sondern spezifische Wirkungen ausüben. — Daß die inneren Sekrete der Keimdrüsen graduell verschieden wirken, war schon aus den Injektionsversuchen hervorgegangen, und zwar wirkte bei manchen Tieren die Ovar-, bei anderen die Hodensubstanz auf beide Geschlechter stärker. Die *Steinach*schen Versuche scheinen darzutun, daß bei der Ratte das Ovar auf die weiblichen, der Hoden auf die männlichen Organe stärker wirkt (es bleibt der Ausfall der reziproken Versuche: Maskulinisierung von Weibchen durch Einpflanzung von Hoden, dringend abzuwarten!); die Versuche beweisen aber noch nicht qualitativ verschiedene Wirksamkeit, also echte Spezifität der Keimdrüsensekrete. Denn die von *Steinach* herangezogenen Charaktere sind lauter Quantitätsmerkmale: die feminierten Männchen haben größere Brustdrüse, feineres Fell (d. h. dünnere Haare), mehr Fett, bleiben kleiner, zarter im Knochenbau usf. Gleiches gilt, selbst abgesehen von ihrem überhaupt labilen Charakter, der die exakte Benützung erschwert, von den psychischen Charakteren: so kommt der „Schwanzreflex" in geringerem Grade auch bei Vollmännchen und Kastraten vor, und daß Abwehrreflexe gegen das Bespringen keine Eigentümlichkeit feminierter Männchen darstellen, lehrt jedes Rudel spielender Hunderüden. Fettansatz, Weicherwerden der Behaarung, Vergrößerung von Mamma und Mammilla wird man noch von einem weiteren Gesichtspunkt aus nicht gerne als Kriterium von wirklichem Feminismus gelten lassen: die einfach kastrierten Kontrolltiere *Steinach*s zeigten zwar jene Erscheinungen nicht; andrerseits ist genugsam bekannt (vgl. Kap. IV), daß sie bei reinen Kastraten teilweise nicht selten (echte Gynäkomastie, besonders bei Ochsen und Eunuchen), teilweise sogar typisch sind (Behaarung, Fett). Das Auswachsen mittransplantierter Leitungsgänge aber kann, wie bei den Schmetterlingen, wo auch die Anwesenheit von Hoden diesen Vorgang nicht hindert, ebensogut ein Zeichen der Selbstdifferenzierung als spezifischen Einflusses des Ovariums sein. Die Versuche von *Steinach* besitzen fundamentale Wichtigkeit als Beweise der technischen Möglichkeit, heterologe Geschlechtsdrüsen auszutauschen, sowie als Beweise ihrer quantitativ verschiedenen Wirksamkeit; für qualitativ verschiedene Wirksamkeit sind sie nicht endgültig beweisend: da müßten morphologische Qualitätsmerkmale, wie sie sich bei Ratten und Meerschweinchen kaum in wünschenswerter Schärfe finden lassen, als Kriterien benutzt werden.

Der Vollständigkeit halber sei hier eingeschaltet, daß *Biedl* (S. 337) die Einwanderung parasitärer weiblicher Copepoden (Sacculina) in männ-

liche Krabben (Stenorhynchus — *Giard,* Inachus — *G. Smith,* Carcinus — *Potts*), die durch den Schmarotzer kastriert werden und nun ihrerseits weibliche Merkmale annehmen, als natürliche Transplantation auffaßt: „Diese merkwürdige Tatsache findet meines Erachtens ihre Erklärug darin, daß die eingewanderten Parasiten nur Weibchen sind, welche im Wirt geschlechtsreif werden, so daß anscheinend hier die weibliche Keimdrüse des Schmarotzers auf die Entwicklung des Sexualcharakters des Wirtes bestimmend einwirkt.“ Nun vergleicht allerdings *Weismann* umgekehrt auch das Keimplasma aller Organismen mit einem Parasiten, um anzudeuten, wie wenig es mit dem übrigen Körper zu tun haben soll, auf dessen Kosten es lebt; aber die eine Annahme erscheint mir so wenig annehmbar wie die andere. Der Stoffwechsel des in Rede stehenden Parasiten ist ja kein derartiger, daß er einen Stoffaustausch zwischen ihm und dem Wirtstier darstellt. Letzterem werden wohl Säfte entzogen, aber zurückgegeben werden ihm nur Faeces. Daß in diesen noch wirksame Ovarialsekrete vorhanden seien, wird man wohl nicht glauben, selbst wenn man an der sehr entfernten Verwandtschaft zwischen dem parasitischen Spaltfußkrebs und den von ihm bewohnten Decapodenkrebsen keinen Anstoß nehmen wollte. Übrigens ist die Ansicht von *G. Smith* (1910 b) selbst weit entfernt davon: er fand in den Saugorganen der Sacculina Dotterkügelchen, von denen er annimmt, daß sie in der Wirtskrabbe produziert wurden gleich einem Antikörper, dessen Bildung die Anwesenheit des Parasiten ähnlich wie bei einer bakteriellen Krankheit veranlaßt. Diese Dottersubstanz nun sei identisch mit der von *G. Smith* geforderten, den weiblichen Sexualcharakter formenden Substanz; in ihrer Massenproduktion sei die Ursache gelegen, weshalb die vom Parasiten befallenen Männchen sich objektiv in Weibchen umwandeln, junge Weibchen aber die Gestalt des alten Weibchens gewinnen. Also zwar nicht die weibliche Gonade des Parasiten ist schuld daran, aber doch eine vom Parasiten bewirkte Änderung des allgemeinen Stoffwechsels.

Wenn der Austausch mit den essentialen Organen in der Regel nicht gelang, so lag es nahe, zu probieren, ob man nicht einen Einfluß sehen könne, wenn man statt dessen extragenitale Organe mit deutlichen Geschlechtsmerkmalen auf das heterologe Geschlecht transplantierte. Diesen Weg hat *Bresca* beim Kamm-Molch (Triton cristatus) in der Tat mit Erfolg beschritten. Er ging dabei von der Absicht aus, die Hypothese von *Halban* zu prüfen, wonach es nur darauf ankommt, „daß ein Individuum irgend eine, gleichviel ob männliche oder weibliche Keimdrüse besitzt, damit sich die Anlage der übrigen Geschlechtscharaktere, gleichgültig welchem Geschlechte sie angehören, in typischer Weise vollziehe und weiterentwickle“. Die Ergebnisse haben bei Triton diese Annahme *Halbans* nicht bestätigt. Denn extragenitale Sexualcharaktere des einen Geschlechtes, auf ein Tier des anderen Geschlechtes transplantiert, bildeten sich zurück oder wurden zum Aufbau des dem neuen Träger zukommenden Sexualcharakters verwendet. Ersteres, die Rückbildung, geschah

mit dem blauweißen Streifen an den Schwanzseiten des männlichen Kamm-Molches: wurde der betreffende Hautstreifen beim Männchen abpräpariert und auf die entsprechende Stelle an der Flanke des Schwanzes bei einem Weibchen zur Einheilung gebracht, so mußte er daselbst allmählich verschwinden. Das Zweite, Aufbau zum entsprechenden Geschlechtsmerkmal des anderen Geschlechtes, ereignete sich mit der gelben Längslinie, welche beim weiblichen Kamm-Molch längs der etwas vertieften Rückenmitte verläuft. Wurde dieser Hautstreifen abpräpariert und auf der Rückenmitte eines Männchens angeheilt, so erhob sich daraus zur Brunftzeit der männliche Kamm. Dies ist nun nicht etwa so zu erklären, als ob der Kamm einfach unter dem transplantierten Hautstreifen regeneriert wäre und letzteren vor sich hergeschoben hätte, denn Kontrollmännchen, denen nur die Haut längs der Rückenmitte abgeschabt, aber nicht durch andere ersetzt worden war, regenerierten zwar ein Narbengewebe, bekamen aber keinen Kamm mehr. Auch war an der gelblichen Farbe, die dem Transplantat sehr lange erhalten blieb, deutlich zu erkennen, daß es nicht etwa zugrunde gegangen und die dem Träger eigene Haut allmählich an dessen Stelle getreten war, sondern daß sich tatsächlich ein männlicher Kamm aus dem vom Transplantat, das ist aus einer weiblichen Rückenlinie gelieferten Material, gebildet hatte. Andere Hautpartien, welche nicht aus der Rückenmitte stammen, zeigten diese Fähigkeit nicht: auf die bloßgelegte Rückenmitte eines Männchens gebracht, heilten sie ein, aber erzeugten niemals einen Kamm. Spezifische Wirkung des Hodens braucht darin ebensowenig erblickt zu werden wie in den Versuchen von *Steinach* (1912) eine solche des Eierstockes: wenn das Männchen aus der weiblichen Rückenlinie einen Kamm macht, so bedeutet das eben nur stärkeres Wachstum der betreffenden Hautpartie, aber keinen Qualitätsumschwung. Gewiß, die Keimdrüsen wirken nicht identisch; dafür aber, daß ihre Sekrete verschiedene chemische Beschaffenheit, nicht bloß verschiedene Wirkungsintensitäten haben, liegen noch immer keine Anhaltspunkte vor.

Poll schnitt 36 jungen Küken der Hausente, je zwei Tieren männlichen und weiblichen Geschlechtes, eine etwa 5-Pfenniggroße Partie Kopfhaut aus und nähte sie unter Vertauschung an der entsprechenden Stelle ein. Leider bildeten sich auf der eingeheilten Haut selbst nach zweimaliger Mauser keine Federn, so daß dieses interessante Ergebnis für Entscheidung der Frage nach Beeinflussung der Sexualmerkmale unbrauchbar blieb.

Nun zwei Beispiele von Transplantation eines genitalen subsidiären Geschlechtsorganes. *Ribbert* (1898) schnitt einem zwei Tage alten Meerschweinweibchen die Anlage der Mamma heraus und übertrug sie auf das Ohr, wo zu diesem Zwecke eine Wunde in Form einer Hauttasche gesetzt worden war. Als nun das Meerschweinchen später trächtig wurde und Junge gebar, entleerte die ans Ohr verpflanzte, inzwischen weiterentwickelte Mamma etwas Milch, und ihre darauf folgende mikroskopische Untersuchung belehrte über das Vorhandensein funktionierenden Drüsengewebes. Der gleiche Versuch gelang *Pfister* beim Kaninchen.

Leo Loeb, von dessen Versuchen, durch allerlei mechanische Reize im Uterus mütterliche Plazenten zu erzeugen, im vorigen Kapitel die Rede war, hatte dort die Mitwirkung des durch die Tube in den Uterus hinabgelangenden Eies mittelst Unterbindung der Oviducte ausgeschlossen. Nun erreichte er dasselbe (1911) durch Transplantation des Uterus in das subcutane Bindegewebe. Auch an diesem entfernten Ort kommen durch Einschnitte und Fremdkörper Deciduomata zustande, falls das Tier Ovarien besitzt, die das Bindegewebe der uterinen Mucosa vorher entsprechend sensibilisiert haben. Vorausgehender Kontakt mit dem Ei oder Spermatozoon ist hierfür bedeutungslos. Auch bildet sich die Plazenta ganz spezifisch nur aus dem verpflanzten, nicht aus dem an der Verpflanzungsstelle in das Pfropfstück eingewanderten Bindegewebe. Das Bindegewebe der Uterusschleimhaut wird nicht geschädigt, wenn man die Transplantation in ein Männchen vornimmt und wenn der Uterus vorher im Ursprungstiere sensibilisiert worden war. Dann konnten sich auch im Männchen Herde decidualen Gewebes bilden, aber nur in wenig Fällen und sehr beschränktem Umfange. Ähnlich ist das Ergebnis bei Verpflanzung in kastrierte, besser bei Verpflanzung in trächtige, noch besser in Weibchen, wo die Produktion der sensibilisierenden Substanz auf dem Höhepunkte steht, am besten bei Autotransplantation zwischen 3. und 12. Tage nach der Kopulation. —

Es kommen noch einige Versuche in Betracht, in denen nicht einzelne Organe transplantiert, sondern zwei ganze Tiere miteinander zur Verwachsung gebracht wurden, Experimente über sogenannte Parabiose. *Shattock* und *Seligmann* (1905) pfropften zwei Hähne aufeinander, von denen der eine im Besitze seiner Testikel, der andere ein Kapaun war. Bedauerlicherweise blieb das Experiment ergebnislos, da der eine Partner immer vorzeitig zugrunde ging.

Sauerbruch und *Heyde* konnten Kaninchen Seite an Seite sowohl an den Muskelflächen wie unter Kommunikation der Peritonealhöhlen und sogar bei gleichzeitiger Enteroanastomose der Därme aneinandernähen; konstant gelang es indessen nur, gleichgeschlechtliche Tiere vom gleichen Alter und Wurf zu vereinigen. Glücklicher war *Morpurgo* mit 6 Paaren weißer und grauer Mäuse, von denen bei drei Paaren Tiere gleichen, bei anderen drei Paaren verschiedenen Geschlechts verbunden wurden. Die Geschlechtsorgane entwickelten sich bei beiden Tieren normal. In einem anderen Versuch vereinigte *Morpurgo* junge weiße Ratten verschiedenen Geschlechts. Das Weibchen wurde 6 Monate nach der Vereinigung von einem anderen Männchen belegt, trächtig und warf 8 Junge, von denen es vier zu säugen vermochte. Obwohl während der Schwangerschaft vier Föten in der dem Männchen zugehörigen Hälfte der gemeinsamen Bauchhöhle zu tasten waren, zeigte sich dennoch kein Einfluß auf die Entwicklung der männlichen Brustdrüsen. Dagegen erschien das Männchen nach der Geburt stark ermattet, das Weibchen vollkommen munter. *Morpurgo* schiebt dies darauf, daß der weibliche Organismus besser an eine so plötzliche Blutdrucksenkung angepaßt ist.

Parabiose, und zwar zum Unterschiede von den Warmblütlerversuchen eine Verwachsung nicht in lateraler, sondern anterio-posteriorer Richtung hatte schon lange vorher *Crampton* bei verschiedenartigen und verschiedengeschlechtlichen Schmetterlingen durchzuführen vermocht. Auch hier hatten, wie man jetzt nach den Gonadentransplantationen von *Meisenheimer* und *Kopeć* nicht anders erwarten wird, die heterologen Geschlechtsorgane keinerlei Einfluß auf die extragenitalen Sexualcharaktere der aufgepfropften heterosexuellen Körperstücke. Zur Parabiose gehört noch das in der Einleitung (Kap. I) erwähnte botanische Beispiel, wo ein männliches Pfropfreis des Gingko, auf einen weiblichen Stamm verpflanzt, seinen physiologischen Geschlechtscharakter (früheren Laubabfall) beibehielt. — —

Anhangsweise, gleichsam als ein Resultat von Naturtransplantation, das mit den Ergebnissen der künstlichen Transplantation übereinstimmt, möge endlich noch die Erwähnung der sogenannten Halbseitenzwitter Platz finden. *Reuter* beschrieb ein Schwein, wo dem nur links vorhandenen Ovar eine vollständig ausgebildete Tube und defekter Ductus deferens, dem rechts vorhandenen Hoden eine rudimentäre Tube und gut entwickelter Ductus deferens entsprachen. Viel schöner sind die Fälle von Hermaphroditismus verus lateralis, welche von Vögeln und Schmetterlingen bekannt geworden sind. So beschrieb *Weber* einen Edelfinken (Fringilla coelebs). *Tichomirow* und *Lorenz* sowie *Heinroth* (1909) und *Poll* je einen Gimpel (Pyrrhula europaea), die auf der rechten Körperseite männliches Gefieder und einen Hoden, auf der linken Seite, also dort, wo normalerweise der einzige bei Vögeln ausgebildete Eierstock sitzt, weibliches Gefieder und ein Ovarium besaßen. Seitenrichtige Zwitter bei Schmetterlingen beschreiben *Standfuß* (1898, S. 26 ff.) und *P. Schulze* (1909/10), auch bei Bienen, Ameisen *(Mathes)*, Käfern und anderen Arthropoden kommen sie vor, wenn auch die Seitenrichtigkeit nicht immer eine so strenge ist wie in den hier besonders aufgeführten Fällen *(Wenke)*. Diese Zwitter sind mehrmals, zuletzt von *Meisenheimer* (1909 a), als Argument dagegen angegeben worden, daß die Sexualcharaktere auf chemischem Wege von den Keimdrüsen beeinflußt werden. *Friedenthal* (1911) hält sie nicht für beweisend gegen die Hormonentheorie, da ja jeder Zelle die ihr adäquaten Hormone zur Verfügung stehen, so daß die Anwesenheit der andersgeschlechtlichen Hormone paralysiert sein kann; daß die Ovarialhormone die Entwicklung männlicher Charaktere auf der Hodenseite hemmen oder umgekehrt, sei gar nicht nötig.

Kurze Zusammenfassung der Resultate über Transplantation der Geschlechtscharaktere.

1. Sämtliche Folgen, die der Organismus durch den wie immer bedingten Ausfall seiner Gonaden erleidet (Kastration im weitesten Sinne, können durch wie immer bewerkstelligte neuerliche Einverleibung von Gonadensubstanz (Transplantation im weitesten Sinne) verhütet oder sogar

beseitigt werden. In gewissem Sinne gilt dies noch für die Altersinvolution der Geschlechtscharaktere.

2. Der Umfang, in welchem die Kastrationsfolgen aufgehoben werden, ist der Menge eingeführter Gonadensubstanz direkt gleichgerichtet. Doch lassen gewisse Ergebnisse es möglich erscheinen, daß dies seine Grenzen hat und die Wirkungsrichtung sich von einer gewissen Menge an umkehrt, so daß also ein Zuviel ähnliche Effekte hätte wie ein Zuwenig. Dies ist bereits eine Ausdrucksform für Gültigkeit des folgenden Satzes:

3. Der Erfolg ist um so vollständiger, je weniger die dem Körper zugeführte Gonadensubstanz verschieden ist von derjenigen, die ihm verloren ging:

a) Transplantation in dasselbe Individuum (autoplastisch) wirkt deshalb besser als in ein fremdes derselben Art (homoioplastisch) oder gar in ein artfremdes (heteroplastisch).

b) Transplantation der homologen Keimdrüse wirkt besser als die der heterologen.

c) Eigentliche Transplantation, verbunden mit Anwachsen und Weiterwachsen des Transplantates, wirkt besser als bloße Implantation frischer, nicht anwachsender Gonadenstücke, und diese wiederum besser als Injektion von Extrakten oder Verfütterung mit den sich anschließenden Veränderungen durch die Verdauungssekrete.

4. Die beiderlei Keimdrüsen sind inbezug auf ihre innersekretorische Wirksamkeit nicht, wie *Halban* annahm, identisch; andrerseits spricht nichts sicher dafür, daß ihre Verschiedenheiten andere seien als solche des Grades: manchmal wirkt der Eierstock, manchmal der Hoden auf beide Geschlechter stärker (Injektionsversuche), manchmal jeder auf zuständige Geschlechtsmerkmale am stärksten *(Bresca, Steinach),* aber nicht notwendigerweise qualitativ anders.

5. Da die Hemmung oder Rückgängigmachung der Kastrationsfolgen durch Verpflanzung der Keimdrüsen an ganz andere Körperstellen ebensogut eintritt wie bei Wiederanheilung an der zuständigen Stelle, so erscheint (ferner auch durch Nerven- und Rückenmarks- und Sympathicusdurchschneidung) bewiesen, daß die Nerven, welche normalerweise die Keimdrüsen versorgen, für den protektiven Einfluß auf die Geschlechtscharaktere nicht verantwortlich sind; da die Kastrationsfolgen schwinden, wenn die Keimdrüsen nur implantiert oder als Extrakt injiziert werden, ist bewiesen, daß auch die Nerven, welche an der Pfropfungsstelle sekundär in die Keimdrüse einwachsen, nichts mit jenen protektiven Einflüssen zu schaffen haben.

6. Da transplantierte Keimdrüsen oft nur interstitielles, aber kein generatives Gewebe entwickeln (nicht widerspruchslos angegeben), so erscheint die Ansicht gestützt, daß die inneren Sekrete des interstitiellen Gewebes die chemischen Anreize liefern, die das Wachstum der Geschlechtscharaktere befördern.



7. Da man übereinstimmende Erscheinungen wie durch Gonadensubstanzen auch durch Gehirn- und Marksubstanzen brünftiger Tiere, wenn auch schwächer selbst des entgegengesetzten Geschlechtes, nicht aber durch andere Gewebsextrakte erzielen und durch Beseitigung der Hemmungen in gewissen Gangliengebieten (Durchschneidung des Gehirnes) Brunftkrämpfe auslösen kann, so ist — wie schon durch die Kastrationsergebnisse mit ihrem unspezifischen Einfluß — sehr wahrscheinlich geworden, daß die Hormone der innersekretorischen Gonadenanteile nicht unmittelbar die davon profitierenden Organe erreichen, sondern dort erst durch Vermittlung eines dazwischen eingeschalteten Regulators etwas ausrichten; dieser Regulator erscheint jetzt durch die Injektionsmethode gefunden — das Gehirn, welches durch eben jene Hormone sensibilisiert wird und dann den auszubildenden Organen auf vasomotorischem Wege einen reichlicheren Ernährungsstrom zusenden läßt.

Nunmehr sind auch die bisher vorliegenden Transplantationsversuche für unsere Zwecke erschöpfend behandelt, welche darauf ausgingen, den Zusammenhang zwischen Keimdrüsen und übrigen Geschlechtsmerkmalen klarzulegen. Sicherlich hat die Transplantationsmethode, obwohl an Zahl und Umfang durchgeführter Experimente viel ärmer als die Kastrations- und Regenerationsmethode, ungleich mehr für die Beantwortung des Problems geleistet. Ich möchte die von den verschiedenen Autoren gesammelten Resultate, soweit sie positiv sind, auch noch mit den betreffenden Worten von *Steinach* (1910) ausdrücken, wobei ich diejenigen Ausdrücke, welche in seiner Arbeit nur dem Männchen gelten, auch auf das Weibchen verallgemeinere:

Die Entwicklung der Sexualität, die ganze Wandlung, welche das unreife Tier durchläuft, um ein reifes Geschlechtstier zu werden, kommt durch den chemischen Einfluß des Keimdrüsensekretes, und zwar höchstwahrscheinlich der interstitiellen Substanz, zustande: Dieses innere Sekret imprägniert oder, wie man es passend bezeichnen könnte, „erotisiert“ zunächst das Gehirn. Die Ganglien werden instand gesetzt, die vom jeweils entgegengesetzten Geschlechte ausgehenden Sinneseindrücke in Lustgefühle umzuwerten. Es entsteht das, was man heftigen Trieb zum entgegengesetzten Geschlecht oder geschlechtliche Aufregung nennt. Erst nachher entwickelt sich die Erektions- und Begattungsfähigkeit. Einerseits erlangen die Hirnganglien die Disposition, den Tonus der im Mark dislozierten Hemmungszentren herabzusetzen, andrerseits wird auch die Erregbarkeit gewisser sympathischer Ganglien soweit erhöht, daß sie auf periphere Reizung zu reagieren vermögen. Beim Altern erlischt wiederum zuerst die Potenz, während unverkennbare Zeichen sexueller Aufregung noch lange fortbestehen.

Die Erotisierung des Zentralnervensystems hat aber auch weitgehende Stoffwechseländerungen zur Folge, unter anderem verstärkte Blutzufuhr zu den genitalen und extragenitalen Geschlechtscharak-

teren, welche mit kräftigem, oft jahresperiodisch erneutem Wachstum darauf reagieren und in der Zeit der Pubertät ihre volle Ausbildung erlangen.

Ein Zusammenhang zwischen Keimdrüsen und den sonstigen Geschlechtsorganen wird darnach nicht mehr zu leugnen sein. Die Keimdrüsen üben auf die übrigen Geschlechtsmerkmale einen protektiven Einfluß aus, und zwar durch ihre inneren Sekrete unter vasomotorischer Vermittlung des Zentralnervensystems. Kann somit das Heranwachsen der Geschlechtsattribute, die volle Reife ihrer Entwicklung nur unter jenem protektiven Einflusse zustande kommen, so taucht doch wieder unsere alte Frage auf: wie haben wir uns denn das allererste Entstehen der sexuellen Unterschiede zu denken? In diese letzte Frage ist offenbar auch durch die Transplantationsmethode kein Licht gekommen. Denn wenn auch dem Grade nach schwächer oder stärker, immer doch sind die Charaktere des betreffenden Geschlechtes vorhanden, ja können vielfach nach ihrer künstlichen Entfernung nochmals gebildet werden, sei es nun, daß die richtige, die entgegengesetzte oder gar keine Keimdrüse anwesend war. Das Vorhandensein oder Nichtvorhandensein einer Keimdrüse, und zwar gleichgültig ob an ihrer normalen Stelle oder an einer ganz fremden Stelle, sagen wir an der Bauchmuskulatur, unter der Haut oder in den Lymphsäcken, ist zwar von großer Bedeutung dafür, ob jene Charaktere klein bleiben oder groß werden oder mit ihrer jahresperiodischen Verkleinerung und Vergrößerung aussetzen — dafür aber, daß sie überhaupt vorhanden sind, hat die Keimdrüse gar keinerlei Bedeutung. Die Frage. welche uns besonders bei den extragenitalen Sexualcharakteren so auffallend entgegentritt: warum sind gewisse Merkmale nur beim Männchen und nicht auch oder viel schwächer beim Weibchen, warum sind andere ebenso nur beim Weibchen vorhanden — diese Frage hat durch alle bisher berücksichtigten Methoden keine auch nur andeutungsweise Erledigung gefunden.

Meisenheimer (1909a) nimmt einfach an, daß sie mit der Geschlechtsbestimmung zusammenfalle, und *Rob. Müller* neigt sich derselben Ansicht zu. In dem Augenblicke, als die Entscheidung getroffen wird, ob sich aus dem Keim ein Individuum männlichen oder weiblichen Geschlechtes entwickeln soll, ist auch entschieden, ob es als Männchen beispielsweise Geweihe, Kämme, Sporen, Prunkfarben, als Weibchen funktionsfähige Milchdrüsen. Brutinstinkte, Schutzfärbungen bekommt, und die Entwicklung der Keimdrüsen ist dieser Entscheidung nicht über-, sondern beigeordnet, wird durch eine gemeinsame Ursache sogleich mitbedingt. Das Zustandekommen der äußeren Geschlechtsmerkmale würden wir also erst dann beherrschen, wenn wir nach unserer Willkür auch veranlassen können, ob ein Tier Männchen oder Weibchen oder Zwitter werden soll, wovon wir, einstweilen wenigstens, für alle höheren Tiere noch recht entfernt sind. Die *Meisenheimer*sche Annahme ist fast zweifellos richtig; aber sie bedeutet keine Erklärung, sondern nur eine Verschiebung der Fragestellung auf einen entfernten Punkt, der uns vorläufig nicht gut zugänglich ist.

Deswegen brauchen wir aber doch nicht bis auf weiteres darauf zu verzichten, der Frage nach Entstehung und erstem Ursprung der Geschlechtsmerkmale näherzutreten. Es gibt noch andere Methoden als die Kastration, Regeneration und Transplantation, welche uns hier einen weiteren Fortschritt erhoffen lassen und die uns in einzelnen Fällen wirklich soweit bringen, das Entstehen von Merkmalen, die fortan nur einem bestimmten Geschlechte zukommen, von Grund auf zu beherrschen. Diese Methoden, an welche man bis vor kurzem zu Zwecken des uns beschäftigenden Problems wenig gedacht hatte, bestehen in der planmäßigen Züchtung und in der Beeinflussung von Geschlechtsmerkmalen durch äußere Faktoren.

VII. Planmäßige Züchtung (Beeinflussung der Geschlechtscharaktere durch innere Faktoren).

Ich beginne mit der Methode planmäßiger Züchtung, welche mit fertig gegebenen Merkmalen, mit bereits angeborenen Eigenschaften arbeitet und sie auf ihre Erblichkeit hin durch möglichst viele Generationen verfolgt, ohne darnach zu trachten, die beobachteten Eigenschaften durch äußere Einflüsse abzuändern. Im Gegenteile wird es das Bestreben solcher Versuche sein müssen, die äußeren Bedingungen, unter denen sie verlaufen, möglichst gleichmäßig zu halten, damit man nicht etwa als spontane Variation aus inneren Ursachen anzunehmen verleitet wird, was in Wirklichkeit einem Anstoß von außen zuzuschreiben war.

Gehen wir in systematischer Reihenfolge, d. h. nach den Gruppen des Tierreiches vor, so ist der erste Versuch, welcher hier in Betracht kommt, an der Taufliege Drosophila ampelophila angestellt. Hier gibt es Weibchen mit größerer, Weibchen mit geringerer Fruchtbarkeit, wobei man solche Weibchen, die bei jeder Ablage mehr als ungefähr 125 Eier ablegen, als „sehr fruchtbar“, diejenigen, welche weniger Eier legen, als „weniger fruchtbar“ bezeichnen kann. Es wurde nun in einer gemeinsamen Arbeit von *Castle, Carpenter, Clark, Mast* und *Barrows* folgende Kreuzung ausgeführt: Ein sehr fruchtbares Weibchen wird von einem Männchen, das von einem wenig fruchtbaren Weibchen abstammt, begattet. Die Jungen erweisen sich beim Eintritt ihrer ersten Eierlegeperiode samt und sonders als sehr fruchtbar, hohe Fruchtbarkeit dominiert über geringere Fruchtbarkeit. Paart man diese Geschwister untereinander, so erhält man eine Enkelgeneration, in der neben sehr fruchtbaren auch wiederum weniger fruchtbare Weibchen auftreten, und zwar die sehr fruchtbaren zu den weniger fruchtbaren etwa im Verhältnis von 3:1. Das genitale subsidiäre Merkmal der Fruchtbarkeit verhält sich also strenge nach der *Mendel*schen Prävalenzregel. Bei der umgekehrten Kreuzung, weniger fruchtbares Weibchen mit einem Männchen der fruchtbaren Rasse, konnte jedoch die Dominanz der größeren Fruchtbarkeit manchmal ausbleiben; in anderen Fäl-

len wurde die *Mendel*sche Aufspaltung — Fruchtbarkeit zu Unfruchtbarkeit wie 3 : 1 — in der zweiten Nachkommengeneration vermißt und es blieben auch hier sämtliche auftretende Weibchen der Kategorie „sehr fruchtbar“ angehörig.

Die zahlreichsten, für unsere Zwecke brauchbaren Versuche liegen bei den Schmetterlingen vor, weil diese Insektenordnung ja stets Lieblingsobjekte der Amateurzüchtung lieferte. Wenn von zwei Arten, die miteinander bastardiert werden, die eine als Männchen verwendete Art über männliche Sexualattribute verfügt, so können diese bei sämtlichen Bastarden zum Ausdruck kommen, mögen letztere Männchen oder Weibchen sein: so ergibt die Artkreuzung zweier Nachtpfauenaugen, der Saturnia pavonia ♂ und des großen Birnspinners Saturnia pyri ♀ intermediäre Bastarde, die aber alle die rotgelbe Hinterflügelfarbe der männlichen Saturnia pavonia erkennen lassen. Freilich sind die meisten selbst Männchen oder — eine bei Artbastarden der Schmetterlinge sehr häufige Erscheinung — Zwitter, aber auch die wenigen Weibchen tragen das extragenitale Farbmerkmal des Vaters *(Caspari)*. Bei der Rückkreuzung dieses von *Standfuß* (1892) Saturnia emiliae genannten Bastardes mit der mütterlichen Stammart Saturnia pyri, wobei letztere wieder als Mutter, der Bastard als Vater verwendet wird, stehen die Kreuzungsprodukte, welche drei Viertel Blut von pyri enthalten, naturgemäß dieser Art nunmehr viel näher und lassen die gelbrote Färbung der männlichen Pavonia-Hinterflügel jetzt auch nur mehr im zuständigen Geschlecht, also nur noch im männlichen, erkennen *(Standfuß* 1896).

Standfuß (1898) kombinierte auch drei Arten von Spinnern in einen Bastard, indem er zuerst Saturnia pavonia-Männchen mit Saturnia spini-Weibchen und dann männliche Kreuzungspunkte hiervon mit Saturnia pyri bastardierte. Die Falter sehen gigantischen Saturnia spini ähnlich, aber gerade in männlichen Stücken finden sich Anklänge an pavonia und pyri. Dies Resultat ist für uns sehr wichtig. Es zeigt, daß bei Kombination von dreierlei Speziesmerkmalen, genauer ausgedrückt, von Merkmalen, die drei Spezies angehören, plötzlich bei den Bastarden ein oder zwei dieser Speziesmerkmale anfangen, sich auf ein bestimmtes Geschlecht zu kaprizieren. Sie bevorzugen hier das Männchen, sind beinahe schon zu einem extragenitalen Sexualcharakter des Bastardmännchens geworden. Die gleiche Erscheinung kann bereits in einfacheren Fällen, wo nur zwei Formen sich im Bastarde mischen, zutage treten: der nordamerikanische Seidenspinner Actias luna ergibt mit dem indischen Mondspinner Actias selene nach *Wailly* zwischenstehende Bastarde, aber *Morton* machte die höchst bemerkenswerte Beobachtung, daß die weiblichen Stücke dieser Bastarde mehr der Actias luna, also der väterlichen Stammart, die männlichen mehr Actias selene, der mütterlichen Stammart glichen. Wohlgemerkt, es handelt sich hier um Merkmale, besonders der Flügelfärbung und Ausbuchtung des Flügelrandes, welche bei keiner der Stammarten einen Geschlechtsunterschied bildeten, sondern bei den Geschlechtern ge-

meinsame Speziescharaktere darstellen; bei den Bastarden werden nun plötzlich Geschlechtscharaktere daraus, wenn auch hier noch nicht in reiner, sondern nur vorzugsweiser Beschränkung auf ein Geschlecht.

Zwei andere Seidenspinner, Platysamia cecropia und Platysamia ceanothi, ergeben laut *Heyer* und *Wailly* vollkommene Mittelformen ohne außergewöhnlichen Geschlechtsunterschied, falls Cecropia als Männchen und Ceanothi als Weibchen genommen wird. Kreuzt man jedoch in umgekehrter Richtung, so sind nur mehr die Weibchen der Bastarde solch schöne Zwischenformen, während die männlichen Bastarde jetzt die für Ceanothi kennzeichnende rotbraune Färbung stärker verdunkelt aufweisen.

Wieder in anderer Hinsicht wertvoll ist ein Ergebnis von *Pierce* an Bastarden von Notodonta ziczac mit Notodonta dromedarius: er verglich die Genitalarmaturen männlicher Falter dieses Bastardes mit den männlichen Genitalarmaturen beider Stammarten und fand, daß die Bastarde diesbezüglich genau die Mitte hielten: Penis, Uncus, Harpa und Endsegment sind ganz intermediär gestaltet. Es liegt somit ein schöner Beweis vor für die ja auch sonst bekannte Tatsache, daß männliche Merkmale auch vom Weibchen vererbt werden; in diesem Falle hatte die Mutter dem männlichen Bastard etwas von den männlichen Genitalcharakteren ihrer Stammform mitgegeben.

Ähnlich liegen die Dinge bei einigen Artbastarden der Spanner, nur daß hier kein genitales, sondern ein extragenitales Merkmal, und kein solches vom Männchen, sondern eines vom Weibchen bei den Bastarden in Zwischenstellung erscheint. Dieser Fall ergänzt also den vorigen aufs glücklichste, indem dort das Weibchen männliche, hier das Männchen weibliche Geschlechtsmerkmale vererbt. Es handelt sich um gewisse Spannerarten, deren Weibchen teils wie die Männchen geflügelt, teils aber nur mit sehr rudimentären Flügeln ausgestattet erscheinen. Geflügelte Weibchen hat Phigalia pilosaria, ungeflügelte Nyssia hispidaria. Verwendet man das Männchen von Phigalia, das Weibchen von Nyssia *(Mitford)*, so haben die weiblichen Bastarde halblange Flügel. Geflügelte Weibchen hat ferner Biston hirtarius, ungeflügelte Nyssia pomonaria; nimmt man erstere Art als Vater, letztere als Mutter (*Oberthür* 1897, *Pilz, Standfuß* 1891/1892), so erhält man wiederum halbgeflügelte Weibchen. Nimmt man umgekehrt Nyssia als Vater, Biston als Mutter, so sind die Männchen der Vaterform (*Oberthür* 1897), die Weibchen der Mutterform ähnlicher (*Oberthür* 1900), und zwar insbesondere durch die bei der jetzigen Kreuzung eher noch längeren Flügel. Nyssia merana-Männchen mit Nyssia lapponaria-Weibchen liefern Bastarde, welche in weiblichen Stücken intermediär, in männlichen aber dem Vater fast gleich sind (*Burrows* 1900). Hier haben wir also wieder den früheren Fall, wonach Merkmale, die ursprünglich sich durchaus nicht auf ein bestimmtes Geschlecht beschränken, bei ihrer Kombination in einem Artbastard sexuell, und zwar meist an das Männchen korreliert erscheinen, während sich das Weibchen diesbezüglich indifferenter erweist.

Wieder etwas anderes lehrt uns der Dimorphismus oder Polymorphismus mancher Tagfalterweibchen, bei dem wir etwas länger verweilen müssen. Das ist ja an sich schon ein großer Vorzug der Züchtungsmethode gegenüber den bisher verwendeten Methoden, daß sie gestattet, unser Problem von so verschiedenen Seiten her anzufassen! Unter den bei uns einheimischen Tagfaltern kommt dem Posthörnchen, Colias edusa, weiblicher Dimorphismus zu. Die eine Weibchenform gleicht dem Männchen und ist wie dieses orangefarbig; sie kann Colias edusa forma typica genannt werden. Die andere Weibchenform, in der Literatur unter dem Namen Colias edusa var. helice bekannt, ist weißgelb. Zwischen typischen Männchen und Weibchen der var. Helice sind von mehreren Autoren *(Frohawk, Chapman, Tutt)* Kreuzungen ausgeführt worden. In der Nachkommenschaft fanden sich außer denjenigen Formen, welche als Eltern Verwendung gefunden hatten, d. s. typische orangefarbene Männchen und weißgelbe Weibchen der var. Helice, stets auch Exemplare der typischen, orangefarbenen Weibchenformen, und zwar in ganz bestimmten Zahlenverhältnissen, so daß sich typische zu Helice-Weibchen in manchen Zuchten wie 1:1, in anderen wie 1:3 verhielten. Es benimmt sich demnach die forma typica der forma Helice gegenüber als *Mendel*sches Rezessiv, die Form Helice ist dominant und war in denjenigen Zuchten, wo das Verhältnis 1:3 herauskam, reinrassig oder homozygot, in anderen Zuchten, wo 1:1 herauskam, gemischtrassig oder heterozygot.

Viel weitergehend ist der weibliche Polymorphismus bei einigen indischen und afrikanischen Papilioniden, wo er noch dadurch kompliziert wird, daß einige Weibchenformen stets anderen Schmetterlingsarten ähnlich sehen oder daß gewisse Weibchenformen nahe verwandter Arten untereinander kaum zu unterscheiden sind, während andere Weibchenformen namentlich dann, wenn sie sich in Form und Farbe mehr dem Männchen nähern, sowie die Männchen selbst starke spezifische Verschiedenheiten aufweisen. Mit dem vorhin erwähnten Beispiel des dimorphen Colias edusa-Weibchens haben diese Fälle aber gemeinsam, daß immer mindestens eine Weibchenform dem Männchen ähnlich oder gleich ist, während sich die übrigen mehr oder weniger weit vom arteigenen Männchen entfernen und dafür, wie gesagt, fremden Spezies ähnlich werden. Ehe man daran dachte, solche Vorkommnisse einer experimentellen Prüfung zu unterziehen, gab es dafür nur eine Erklärung: Mimikry! — Man stellte sich vor, daß diejenigen Weibchenformen, welche von dem zugehörigen Männchen in Gestalt und Zeichnung abweichen, dafür aber anderen Schmetterlingsarten, namentlich den Weibchen nahe verwandter Arten oft sehr ähnlich sehen — man glaubte, daß diese aberrierenden Weibchen jene anderen Arten nachahmen, daß sie zum Zwecke des Geschütztseins eine Kopie jener anderen, manchmal schlecht schmeckenden Arten darstellen sollten. Für Entstehung dieser schützenden Ähnlichkeit machte man, wie für jede Mimikry, das Walten der natürlichen Zuchtwahl verantwortlich. Gewissen Schwierigkeiten mußte diese Deutung schon begegnen, ehe

noch die Fälle experimentell analysiert wurden. So ist nicht recht einzusehen, warum die Weibchen, und zwar nur ein Teil der Weibchen, geschützt sein sollten, die Männchen aber nicht. Hier könnte man zwar noch daran denken, daß die Weibchen, welche für Ablage der Eier an einem passenden Ort, an der zuständigen Futterpflanze, zu sorgen haben, in dieser Beschäftigung nicht gestört werden dürfen und eines Schutzes in erhöhtem Maße bedürfen. Diese Forderung würde aber dann auch für die männchenähnlichen Weibchen Geltung haben, und diese sind, ebenso wie die Männchen selbst mit ihrem unveränderlichen Kleid, der Zuchtwahl entzogen. Dazu kommt noch, daß durchaus nicht alle angeblichen Vorbilder, welche durch polymorphe Weibchenformen imitiert werden sollen, irgend eine unangenehme Eigenschaft aufweisen, welche diese Imitation verheißend und zweckentsprechend erscheinen lassen könnte. Beispielsweise besitzt zwar Danaïs chrysippus, welcher von der rein weiblichen Trophonius-Form des afrikanischen Papilio dardanus nachgeahmt wird, unangenehmen Geschmack und giftige Eigenschaften; durchaus aber nicht Amauris albomaculatus, welcher von der ebenfalls nur im Weibchen vorkommenden Cenea-Form derselben Papilio-Art imitiert wird. Besonderes Gewicht ist darauf zu legen, daß es oft gerade die Weibchen sehr nahe verwandter Gattungen sind, welche einander ähnlich sehen, während die Männchen und männchenähnlichen Weibchenformen viel stärker divergieren: eine Erscheinung, die im Verlaufe unserer Darstellung sehr bald ebenfalls ihre befriedigende experimentelle Aufklärung finden soll.

Bei der planmäßigen Züchtung stellte sich zunächst heraus, daß die Männchen, welche ja nur in einerlei Gestalt und Farbe vorkommen, wenn sie mit einer beliebigen von den mehrerlei Weibchenformen gekreuzt werden, imstande sind, in der Nachkommenschaft auch die übrigen Weibchenformen zu liefern. Also ganz wie bei unserer Colias edusa, nur in mannigfaltigerem Maßstabe: die Männchen vererben nicht nur je eine, sondern sämtliche weibliche Formen. Deshalb ist an einen eventuellen Erfolg der Zuchtwahl gar nicht zu denken, denn die wegen ihres gleichförmigen Farbenkleides der Zuchtwahl entzogenen Männchen erzeugen stets wiederum sämtliche Weibchenformen, nicht bloß die zweckmäßigst ausgestatteten, mimetischen, sondern auch die anderen. Ein etwaiger Erfolg der Zuchtwahl müßte dadurch fortdauernd wieder rückgängig gemacht werden.

Dies gilt für den afrikanischen Papilio dardanus oder merope, dessen Weibchenformen Trophonius und Cenea ich schon vorhin erwähnt habe, denen sich aber noch die forma Hippocoon mit dem angeblichen Vorbild Amauris niavius und die nur auf Madagaskar lebende Rasse meriones mit männchenähnlich gefärbtem und geschwänztem Weibchen hinzugesellt. Sie wurden, wie *Poulton* berichtet, von *Leigh* beobachtet und gezüchtet. Dasselbe gilt dann auch für die noch besser untersuchten malayischen Papilioniden von Papilio Memnon mit seiner Achates-Form, die den Papilio coon, also einen ganz nahen Verwandten, nachahmt, ferner mit seiner Agenor- und Laomedon-Form des Weibchens. Wie aus den

von *de Meijere* nachträglich ziffermäßig aus- und nachgerechneten Zuchten von *Jacobson*, sowie aus denen von *Boisduval* und *Jordan* hervorgeht, verhalten sich die einzelnen Weibchenformen im Sinne der *Mendel*schen Regel, wobei manche — für unsere Zwecke jetzt gleichgültig welche — homozygotischen Charakter aufweisen und sich den übrigen gegenüber als Rezessiv benehmen, andere dominant werden und sich als Heterozygoten kundgeben. Immer heterozygot ist das Männchen, welches die Erbeinheiten sämtlicher Weibchenformen enthält und in seinen weiblichen Nachkommen zu realisieren vermag. Wir werden auf diese lehrreichen Fälle per analogiam noch einmal zurückkommen müssen, wenn wir uns mit der Methode beschäftigen, extragenitale Sexualcharaktere und namentlich dimorphe Geschlechtsformen mit Hilfe äußerer Faktoren künstlich zu erzeugen.

Wir haben vorhin unter den Spannern Artbastarde kennen gelernt, die sich als Mutter von einer rudimentärflügeligen Art, als Vater von einer in beiden Geschlechtern vollgeflügelten Art herleiteten, wobei die Bastarde halbgeflügelt ausfielen, die Flügelverkümmerung der mütterlichen Art also durch die väterliche Art gemildert war. Das Gegenteil hiervon ist der Fall bei der Kreuzung des andalusischen Bärenspinners Ocnogyna zoraïda, der in den Ostpyrenäen eine im weiblichen Geschlecht ganz kurzflügelige Lokalrasse var. hemigena bildet. Nimmt man von dieser das Männchen und von jener das Weibchen, so gleichen die resultierenden Rassenbastarde fast völlig der var. hemigena, d. h. besitzen im weiblichen Geschlechte sehr verkümmerte Flügel. Diese Flügelverkümmerung, dominant über Vollflügeligkeit, konnte auch wiederum nur von dem stets vollgeflügelten Männchen vererbt worden sein (*Standfuß* 1896 nach *Krönings* Zucht).

Mc Cracken führte Kreuzungen aus zwischen zwei Rassen des Maulbeerspinners (Bombyx mori, L.), deren Rassenunterscheidungsmerkmale in einem funktionellen essentialen Geschlechtsmerkmal des Weibchens bestehen: nämlich in der Eigenschaft, entweder eine Generation pro Jahr hervorzubringen („univoltinism“) oder zwei Generationen („bivoltinism“). Diese Züchtungen fielen so aus, daß *Mc Cracken* daraus schloß, der Vererbungsmodus folge nicht der *Mendel*schen Regel: 1. weil keine von beiden Eigenschaften in erster Nachkommengeneration ausschließlich vorhanden sei, dominiere, — 2. weil keine von ihnen so rein abgespalten werde, daß, wie im *Mendel*schen Rezessiv, die andere nie wieder zum Vorschein kommt, — 3. weil die Zahlenverhältnisse von denen der *Mendel*schen Regel abweichen und von Generation zu Generation schwanken, je nachdem man das eine oder andere Merkmal selegiert. Demgegenüber hat *Castle* (1910) darauf hingewiesen, daß die Zuchtergebnisse sich dennoch ganz wohl der *Mendel*schen Regel unterordnen lassen, vor allem deshalb, weil die Vererbung eine streng alternative ist und keine Übergänge vorkommen; man muß der Zahlenverhältnisse wegen nur berücksichtigen, daß *Mc Cracken* Massen von Individuen beisammen züchtet statt isolierter Familien, also sogenannte Ramschzucht betreibt, wodurch sich die Zahlenverhältnisse bis zur Unkenntlichkeit verschieben.

Überraschend gestaltete sich das Resultat der Kreuzungen von Lymantria oder Ocneria dispar, unserem europäischen Schwammspinner, mit seiner japanischen Lokalrasse var. japonica *(Brake)*. Zwar die Kreuzung dispar-Männchen mit japonica-Weibchen bot noch nichts Besonderes; die Nachkommen zeigten die für den Schwammspinner charakteristische Zwiegestalt der Geschlechter: kleines, graubraunes Männchen, großes, weißes Weibchen. Die umgekehrte Kreuzung aber, japonica-Männchen mit dispar-Weibchen, lieferte Weibchen, die durchwegs ebenso grau waren wie die Männchen, und nur der Größenunterschied blieb unüberbrückt. Die hier obwaltende *Mendel*sche Dominanz von Grau über Weiß hat die Korrelation zwischen Weiß und Weibchen gebrochen, so daß der Geschlechtsunterschied, soweit er sich in Farbe äußert, aufgehoben wurde. Während wir in früheren Fällen gesehen haben, daß eine Bastardierung, namentlich zwischen verschiedenen Arten, dazu führen kann, daß indifferente Speziesmerkmale sich plötzlich als Geschlechtsmerkmale einführen, sehen wir jetzt, bei einem Rassenbastard, den umgekehrten Fall, daß ein Charakter, der früher Sexualcharakter war, zum gewöhnlichen, in beiden Geschlechtern gleichen Speziescharakter herabsinkt. Wir haben gleich noch einen weiteren Fall von dieser Beschaffenheit, den letzten hierher gehörigen Zuchtversuch unter den Schmetterlingen, zu besprechen. Er stammt von *Doncaster* und *Raynor* und benützt den Stachelbeerspanner oder Harlekin (Abraxas grossulariata) als Material. Abraxas grossulariata besitzt zwei Formen von Weibchen: die eine, typische, gleicht dem Männchen, die andere ist durch starke Reduktion der schwarzen Flügelzeichnung charakterisiert und heißt var. lacticolor. Die Forma typica ist dominant über var. lacticolor: kreuzt man daher die beiden Formen, wobei man als Vertreter der Forma typica natürlich nur ein Männchen verwenden kann, weil eben von der anderen Form normalerweise keine Männchen existieren, so erhält man in erster Nachkommengeneration folgerichtig lauter typische Formen, Männchen wie Weibchen mit vollständiger schwarzer Ausfärbung. Ein Paar hiervon, in Inzucht weitergezüchtet, liefert typische Formen zu Lacticolorformen im Verhältnis von 3:1, wie es die Regel verlangt, aber das eine Viertel Lacticolor besteht aus lauter Weibchen, während unter den drei Vierteln Typica beide Geschlechter vertreten sind. Paart man nunmehr ein Lacticolorweibchen mit einem Männchen der Tochtergeneration, welches in bezug auf typische und Lacticolorfärbung Heterozygot ist, so erhalten wir, vollkommen der Regel gemäß, Typica und Lacticolor im Verhältnis von 1:1, aber diesmal sind auch unter der Lacticolorhälfte Männchen vorhanden. Wir haben also ein Geschlechtsmerkmal, welches sonst nur den Weibchen zukommt, durch letzteres auf das Männchen übertragen lassen. Wir führen schließlich diejenige Kreuzung aus, welche umgekehrt ist wie die vorige, was wir erst jetzt tun können, weil wir ja erst jetzt Lacticolormännchen zur Verfügung haben; ein Weibchen der Tochtergeneration, welches in bezug auf Typica und Lacticolor ebenfalls heterozygot ist, ergibt mit dem Lacticolormännchen

wiederum der Regel nach Typica zu Lacticolor im Verhältnis von 1:1, aber diesmal sind alle typischen Formen Männchen und die Lacticolorformen lauter Weibchen, also gleich viele Männchen und Weibchen mit daran geknüpften äußeren Geschlechtsmerkmalen. Es ist dadurch gelungen, den beim Stachelbeerspanner bestehenden weiblichen Dimorphismus aufzuheben; denn wir können jetzt so lange weiterzüchten wie wir wollen: immer werden die Männchen der reichlich schwarz gezeichneten Forma typica, die Weibchen der fast nur gelb gezeichneten Forma lacticolor angehören. Würde man den Stachelbeerspanner als Resultat einer dem Experiment analogen Naturzüchtung im Freien vorfinden, so würde man eben sagen: die Art besitzt einen ausgesprochenen Geschlechtsdimorphismus, wobei extragenitales Merkmal des Männchens die stärkere Ausbreitung und Intensität der schwarzen Farbe darstellt. Männchen und Weibchen des Stachelbeerspanners sind aber in der Tat heutzutage als Naturformen in der Regel nicht unterschieden, und nur als ziemlich seltene weibliche Aberration kommt die var. lacticolor vor; das Experiment hat aber diese seltene Aberration benutzt, um sie in der betreffenden Zucht fortan zum ständigen Sexualcharakter aller herauskommenden weiblichen Exemplare zu gestalten, während die Männchen ihre frühere Farbe nunmehr als ausschließliches, nie mehr aufs Weibchen übergreifendes Eigentum beibehalten.

Die oben erwähnte Kreuzung zwischen Lymantria dispar und seiner japanischen Unterart (oder Art in anderer Auffassung) zeitigte bei *Brake* und neuestens bei *Goldschmidt* noch ein anderes Ergebnis: kreuzt man japonica ♀ × dispar ♂, so entstehen Bastarde mit normalen Geschlechtscharakteren; dispar ♀ × jap. ♂ liefert zwar lauter normale ♂♂, aber andrerseits lauter gynandromorphe ♀♀. Der Gynandromorphismus erstreckt sich auf Begattungsapparat; Form, Farbe und Behaarung des Hinterleibes; Form, Größe, Färbung, Zeichnung und Beschuppung der Flügel: Form, Farbe und Behaarung der Antennen; sowie auf gewisse Instinkte. Nach den Geschlechtsdrüsen sind es echte Weibchen mit entwicklungsfähigen Eiern, aber die anderen Geschlechtsmerkmale sind entweder intermediär oder stellen ein Mosaik aus beiderlei Geschlechtern dar, z. B. weiblicher Begattungsapparat mit männlichem Uncus. Manche Weibchen sind ganz männchengleich bis auf ihren normal aussehenden und normal funktionierenden Eierstock. Dieser ermöglicht Zucht einer zweiten Bastardgeneration (F_2), wo Spaltung in 1 norm. ♀ : 1 gynandromorph. ♀ : 2 ♂♂ statthat. Der Vererbungsmodus läßt sich analysieren, wenn man 3 Paar allelomorphe Merkmale annimmt, und zwar Faktor F für Weiblichkeit, W für weibliche Geschlechtsmerkmale, M für männliche Merkmale, und die Abwesenheit dieser Faktoren f, w, m. W ist epistatisch (= dominant) über M, aber, nach einem von *Goldschmidt* neu eingeführten Begriff der „relativen Potenz“, es muß nicht jedes W über M dominieren, sondern dieses kann einmal höhere Potenz bekommen und würde dann nicht mehr ganz unterliegen. Bei der japanischen Rasse (etwa symbolisierbar durch ihre bedeutendere Größe) hat nun M tatsächlich jene größere Macht, und Folge da-

von ist das Auftreten des Gynandromorphismus. Das gleiche Resultat muß natürlich auch erscheinen, wenn umgekehrt statt Potenzsteigerung von M Potenzabnahme von W eintritt: dies ist der Fall bei Inzucht, und wirklich erhielt *Brake* in fünfter Generation rein gezogener Japonica ebenfalls gynandromorphe Weibchen. Blutauffrischung durch ein dispar-♂ hebt hier den Gynandromorphismus auf.

Die nächsten Bastardierungsversuche, welche Geschlechtsmerkmale in ihrer Form beeinflussen, liegen bei den Mollusken vor, und zwar in Gestalt der berühmten Bastardierungsexperimente von *Lang* (1906, 1908) mit der Gartenschnirkelschnecke Helix hortensis und der Hainschnirkelschnecke Helix nemoralis. Wie alle Lungenschnecken, sind auch diese Arten Zwitter, in denen nicht nur die Keimdrüsen, sondern auch die genitalen subsidiären Organe intraindividuell beisammen liegen. Extragenitale Geschlechtsunterschiede aber sind, wie meist bei normalen Hermaphroditen, nicht vorhanden. Von Genitalien, die sich bei den zwei verwendeten Arten Helix hortensis und Helix nemoralis voneinander unterscheiden, kommen die fingerförmigen Schleimdrüsen (Glandulae mucosae) und der Liebespfeil in Betracht. Die Glandulae mucosae besitzen bei Helix nemoralis einen zwiebelartig verdickten Stiel, tiefe Spaltung der Äste und etwa 6—7 zylindrische Zweige, hingegen bei H. hortensis an der Basis verjüngten Stiel, dichotomische Verzweigung und etwa 8 keulenförmige Zweige. Bei den Bastarden neigen die Glandulae mucosae mehr nach der Seite von H. hortensis, manchmal aber ist die Hälfte der Verzweigungen wie bei H. nemoralis gestaltet.

Der Liebespfeil sitzt für gewöhnlich auf dem Grunde einer Tasche, des Pfeilsackes, auf einer Papille fest, wird aber zu Anfang der Begattung hervorgeschnellt und besitzt anscheinend die Bedeutung eines Reizorganes. Bei H. nemoralis hat er durchschnittlich 7·5—9 *mm* Länge, gerade Gestalt, schlanken Hals, der noch von den sogenannten „Kreuzleisten“ freibleibt, und diese Kreuzleisten sind ungespalten. Hingegen hat bei H. hortensis der Liebespfeil nur etwa 4—5 *mm* Länge, gedrungenen Hals, an dem unmittelbar die „Kreuzleisten“ inserieren, und diese selbst sind gespalten. Die Bastarde nun haben einen Liebespfeil, der in bezug auf Länge (6·5 *mm*), Ansatz und Profil der Kreuzleisten fast genau die Mittelstellung einnimmt; in seiner Form ist meist die Geradestreckung wie bei H. nemoralis beibehalten.

Für die Frage nach Entstehung der Genitalcharaktere hat uns dieser bei den Mollusken ermittelte Fall nicht viel prinzipiell Neues gebracht; er zeigt nur wieder die Beeinflußbarkeit der Genitalcharaktere durch Bastardieren, wobei auch die eigentlichen Hilfsorgane des Fortpflanzungsvorganges, die genitalen subsidiären Organe, sich ganz übereinstimmend verhalten wie sonstige körperliche Merkmale, Spezies- oder Rassencharaktere.

Weitere Fälle liegen erst bei den Wirbeltieren vor. Und zwar treffen wir zunächst auf einen schon bei früherer Gelegenheit benützten Fall, den Bastard von Triton cristatus und marmoratus, den sogenannten *Blasius*-

schen Wassermolch (Triton blasii). Der männliche Rückenkamm der einen Stammart, Triton cristatus, ist gezackt, einfärbig rauchgrau oder schwärzlich. Bei Tr. marmoratus hingegen ist der Kamm ungezackt, also ganzrandig, und regelmäßig mit abwechselnd hell- und dunkelbraunen Querstreifen geziert. Der Rückenkamm des Bastards hingegen zeigt einen unsteten, schwankenden Charakter; er ist selten ganz gerade, selten auch scharf gezackt, sondern mehr oder weniger gelappt oder gekerbt, grau oder bräunlich gefärbt, öfter mit Spuren von Querstreifen (*Wolterstorff* 1903—1906). Wir lernen somit auch hier nichts anderes, als daß die Geschlechtscharaktere sich bei der Kreuzung ebenso benehmen können, wie beliebige Spezies- oder Rassencharaktere.

Mehr bieten uns die bekannten Vogelbastarde, unter denen die stets mit verwandten Arten begattungslustigen Enten und Hühner ein ansehnliches Kontingent stellen. Ich will vor allem eine bei Vogelbastarden häufige Erscheinung erledigen und ausschalten, weil sie nicht hierher, sondern eigentlich in das Kapitel der degenerativen Kastration gehört. Es nehmen die Bastardweibchen, wie namentlich *Poll* beschrieben hat, sehr häufig vom Eintritt der Geschlechtsreife angefangen allmählich die äußeren Geschlechtsmerkmale des Männchens an, so daß sie nach einem oder einigen Jahren von Erpeln beziehungsweise Hähnen nicht mehr unterschieden werden können. Mikroskopische Untersuchung der Ovarien ergibt dann immer Degeneration des Organs, namentlich, daß die oft noch stattfindende Eibildung auf untergeordneten Stufen, z. B. unreifen Ovocyten, stehen bleibt. Diese Bastardierungsfolge, welche, nebenbei bemerkt, die häufige Unfruchtbarkeit der Bastarde erklärt, geht uns hier nichts mehr an. Wir haben es jetzt vielmehr mit voll fruchtbaren Tieren zu tun, deren Geschlechtscharaktere durch Züchtung sich verändern oder wo neue Geschlechtscharaktere auftreten.

In diesem Sinne ist zunächst eine Beobachtung von *Bonhote* lehrreich, der verschiedene Enten bastardierte. Als Konsequenz der Bastardierung kommt manchmal eine Annäherung des Kleides beider Geschlechter zustande, die möglicherweise in der Wiederholung eines früheren phylogenetischen Zustandes begründet ist, als die Geschlechter noch keine äußeren Sexualunterschiede aufwiesen. Daß Bastarde, namentlich von wenig verwandten Arten oder Rassen, sehr oft sogenannte Atavismen, Rückschläge bilden, bei Mischung von Haustierrassen namentlich zur wilden Stammart, ist eine seit *Darwin* unzählige Male erprobte Züchtererfahrung. Also auch diesbezüglich verhalten sich Geschlechtsmerkmale wie Art- und Rassenmerkmale.

Bei „Anas purpureo-viridis“, der Kreuzung zwischen Stockente (Anas boschas) und Türkenente (Cairina moschata) fehlten, und zwar in beiden Kreuzungsrichtungen, den Bastarden stets die geringelten Schwanzfedern des Anasmännchens (*Selys* 1845). Aus der Kreuzung von Sporengans (Plectropterus gambiensis) ♂ mit Cairina moschata ♀ schlüpften überhaupt nur Männchen aus, mit dem Körperbau des Vaters und einfärbig braun

glänzendem Gefieder; „bemerkenswert ist, daß auch dann, wenn die Cairinamutter der reinweißen Zuchtrasse angehörte, die Blendlinge dunkelbraun ausfielen“ (*Heinroth* 1906).

Neben den Enten sind am häufigsten Hühnervögel bastardiert worden und liefern für unser Problem höchst interessante Aufschlüsse. Von zwei leicht miteinander brütenden Fasanenarten, dem Edelfasan (Phasianus colchicus) und dem Königsfasan (Ph. reveesii), besitzt jeder seine deutlichen Geschlechtsattribute. Bei den Bastarden aber, die ansonsten sehr schön mittenstehend sind, werden Männchen und Weibchen beinahe nur durch die entsprechenden Geschlechtsunterschiede des Hahnes und der Henne von einer der beiden Stammarten, und zwar vom Königsfasan, unterschieden *(Cronau)*. Die Geschlechtsmerkmale des Königsfasans dominieren somit über diejenigen des Edelfasanes, bringen letztere zum Schwund. Nun ist es eine ziemlich häufige Regel, daß Artmerkmale sich bei der Bastardierung nach der gemischten Vererbung verhalten und intermediär ausfallen; Rassenmerkmale hingegen nach der ausschließlichen oder alternativen Vererbung, so daß nur eines der jeweils gemischten, einander entsprechenden Merkmale bei den Bastarden zum Vorschein kommt. In unserem Falle haben sich die äußeren Geschlechtsunterschiede wie Rassen-, die übrigen Kennzeichen der Stammformen aber wie Artmerkmale verhalten.

Noch merkwürdiger ist *Fuller*s und *Tegetmeier*s Befund am Bastard des männlichen Edelfasans mit dem weiblichen Silberfasan (Euplocamus nycthemerus). Bekanntlich besitzt das Männchen des Silberfasans eine aus hängenden Federn bestehende Scheitelhaube. Der Bastardhahn zeigt hiervon keine Spur, wohl aber die Henne, nur ist die Scheitelhaube kleiner. Es ist also hier geradezu ein Austausch der Geschlechtsmerkmale von statten gegangen, indem das Weibchen übernahm, was sonst nur dem Männchen eigen war, und umgekehrt. Andere Geschlechtsmerkmale, welche nicht den gekreuzten Spezies eigentümlich, sondern allen echten Hühnern gemeinsam sind, wurden nicht berührt; so sind auch bei dem jetzt in Rede stehenden Fasanenbastard die Hähne gespornt, die Hennen ungespornt.

Einige weitere Hühnerkreuzungen, und zwar zwischen Rassen des Haushuhnes, zitiere ich nach *Przibram* 1910, wo auch die innerhalb dieses wörtlichen Zitates vorkommenden Literaturhinweise nachgesehen werden mögen: „Der einfache („Single“) Kamm des wilden Huhnes und der gewöhnlichen Landrassen besteht aus einem nackten, hoch aufgerichteten, mit tiefen Einschnitten versehenen Gewebe. Hiervon unterscheidet sich der Erbsenkamm („Pea“) durch geringere Höhe, Verstreichen der Einschnitte und Auftreten einer Höckerkante zu jeder Seite der Mediane, der Rosenkamm („Rose“) durch sehr flache, dreieckige Gestalt, wobei die sehr lang ausgezogene hintere Ecke frei vom Kopfe wegsteht.

Bei der Kreuzung von Rassen mit Erbsenkamm (Indian Game — *Bateson* 1902, Brahma — *Davenport* 1906) und einfachem Kamm (Leghorns — *Bateson* 1902, Minorca — *Davenport* 1906) ist der Erbsenkamm in der ersten

Generation durchwegs vorhanden, wenngleich manchmal die Höhen (*Davenport* 1906) oder die Zacken des einfachen Kammes hervortreten (*Bateson* und *Punnett* 1906, *Pearl* 1909), in der nächsten Generation findet die typische Aufspaltung in drei Erbsen- zu einem einfachen Kamm statt.

Ganz analog dem Erbsenkamm verhält sich auch der Rosenkamm (Dorking, Wyandotte — *Bateson* 1902, Minorca — *Davenport* 1906, Hamburgh — *Hurst* 1905) gegenüber dem einfachen (Leghorn), doch ist die Dominanz eine vollständige.

Werden Rosen- und Erbsenkamm gekreuzt, so entsteht eine neue, sonst in der malaiischen Rasse konstante Kammform, welche der Papillen des Rosenkammes und der Höckerkanten des Erbsenkammes entbehrt, dafür meist eine Querreihe von Federn im rückwärtigen Drittel aufweist und nach der gerunzelten Hautpartie Walnußkamm („Walnut") benannt worden ist. In der nächsten Generation findet eine Aufspaltung in 9 Walnuß-, 3 Rosen-, 3 Erbsen- und 1 einfachen Kamm statt (*Bateson* und *Punnett* 1905, 1906, 1908).

Außer Hühnern mit den genannten Kammformen gibt es auch Rassen, denen der Kamm völlig zu fehlen scheint, dessen Rudiment aber bei genauerer Untersuchung in einer paarigen Papille aufzufinden ist (Houdan — *Hurst* 1905, auch Polen, La Fléche — *Davenport* 1906), welche auf das männliche Geschlecht beschränkt sein kann (Breda — *Bateson* und *Punnett* 1908). Werden solche fast kammlose Hühner mit anderen Kammformen gepaart, so bringen sie eine mehr minder weitgehende Spaltung des Kammes längs der Mediane hervor, während die einzelnen Blätter dieses gespaltenen („Split"-) Kammes die Charaktere der zweiten verwendeten Elternrasse hervortreten lassen, als einfache, Erbsen-, Rosen- oder Walnußkämme erscheinen. Die Zerlegung des Kammes in zwei Blätter kann eine vollständige O-förmige oder eine unvollständige, nach hinten offene V-förmige sein. Letztere tritt bei den polnischen Hühnern oder Houdan in Verbindung mit dem Fehlen einer Beinbedeckung der aufwärts gedrehten Nasenlöcher auf, Charaktere, die auch in der F_2-Generation aus der Kreuzung mit Minorcahühnern sich nicht dissoziieren. Aus der Kreuzung von V- und einfachem Kamm geht in F_1 ein vorn einfacher, rückwärts in verschiedenem Grade gespaltener Y-förmiger Kamm hervor; es streben vorn die mit Kammbildung assoziierte Beinbedeckung, rückwärts die Spaltung als dominante Merkmale in Erscheinung zu treten. Das Zahlenverhältnis in der F_2-Generation war: einfacher Kamm 30%, Y-Kamm 45%, V-Kamm 25% (erwartet 25%, 50%, 25% — *Davenport* 1906).

Der Rosenkamm der Seidenhühner („Silky") ist rückwärts dreifach gespalten, bei ihrer Kreuzung mit einfachen Kämmen erscheinen unter den Enkeln solche mit einzipfeligem Rosenkamm (*Bateson* 1909) . . .

Mit der Kammausbildung sind die übrigen Fleischlappen des Kopfes („Wattles") korreliert (*Bateson* 1902) . . .

Weibliche Hühner aus der Kreuzung brauner Hähne mit dominantweißen Leghorns zeigen einen bräunlichen Anflug.

Silbergraue Hennen, welche unter dunklen ab und zu vorkommen, ziehen mit Hähnen silbergrauer Rassen rein weiter (*Bateson* 1902) . . .

Die lichten Federschäfte der Tosahenne werden bei der Kreuzung mit dem weißen Cochin sehr verbreitert, auch bei der Kreuzung mit dunkeln Brahmas treten sie scharf hervor und gehen selbst auf die männlichen Nachkommen über. Die gelbe Federsäumung („Lacing“) der dunkeln Brahma erscheint in der Kreuzung mit dem Tosa an den Hähnen, ebenso die schriftartige Zeichnung („Penciling“) der Brahmahennen bei den Hennen derselben Kreuzung. Dagegen tritt die Federsäumung im Nacken der Kreuzung Minorca × Brahma stark, bei der Kreuzung Weiß Leghorn × Brahma völlig zurück. Das Rot auf den Flügeldecken der braunen Brahma kommt bei Kreuzung mit schwarzen Minorca oder weißen Leghorn in den Hähnen zum Vorschein, obzwar die sonstige Färbung unterliegt (rezessiv ist).

Die weiße Federhaube der schwarzen polnischen Hühner verschwindet bei der Kreuzung mit den ganz schwarzköpfigen Minorcas an dem Schopfe der Hähne ganz, der Hennen fast völlig. Die Rückkreuzung mit Schwarz gibt bloß schwarze Hauben (*Davenport* 1906) . . .

Unter den Farben der Füße dominiert Schwarz (Minorca) über Gelb (Brahma); die Kreuzung von Strohgelb („Willow“-Tosa) mit weiß (Cochin Bantam) erzeugt verschiedenartige, auch neue Töne; gelb (Dunkel Brahma) × Strohgelb (Tosa) ergab 16 Hähne, alle mit gelben, und 5 Hennen, alle mit strohgelben Füßen.

Die Farbe der Ohrlappen wechselt zwischen Rot und Weiß, bald tritt ersteres (Schwarz Cochin Bantam) gegen letzteres (Weiß Leghorn Bantam) dominant oder fast dominant (Dunkel Brahma × Tosa) auf oder es ist das Umgekehrte der Fall (Brahma × Minorca); auch kommen beide Farben je in der Hälfte der F_1-Generation vor, was auf eine Unreinheit der einen Rasse zurückgeführt wird (Brahma-Leghorn — *Davenport* 1906), endlich ist Scheckung nicht selten (Indian Game × White Leghorn — *Bateson* 1902) . . .

Wird die Seidenhenne mit einem braunen Leghornhahn gepaart, so sind beide Geschlechter in F_1 unpigmentiert in bezug auf die erwähnten Teile oder weisen bloß kleine Pigmentpunkte auf. Wird hingegen die reziproke Kreuzung, Leghorn ♀ × Seidenhahn ♂ ausgeführt, so verhalten sich die Hähne in F_1 ebenso, aber die Hennen sind fast ebenso stark pigmentiert als die Seidenhühner.

Beide Sorten von F_1 ♀♀ gaben mit Leghorn ♂ zurückgekreuzt unpigmentierte oder äußerst wenig pigmentierte Hühner; hingegen gaben alle untersuchten F_1 ♂♂ mit Leghorn ♀ zurückgekreuzt in F_1 375 unpigmentierte zu 54 pigmentierten, letztere alle Hennen (Verhältnis 7:1, Hennen 3:1).

Der F_1-Hahn mit dem Seidenhuhn gab verschiedene Pigmentierungsgrade in beiden Geschlechtern. Die dunkel pigmentierte F_1-Henne, mit reinem Seidenhahn zurückgekreuzt, gab in beiden Geschlechtern bloß pigmentierte Junge.

Eine wenig pigmentierte F_1-Henne, mit einem reinen Seidenhahn zurückgekreuzt, gab bislang 8 tief pigmentierte Hennen und 5 Hähne von tief bis mäßig pigmentiert. Bei Inzucht der F_1 kommen in F_2 alle Arten der Pigmentierung in beiden Geschlechtern vor, die Zahlen sind noch nicht genügend analysiert (*Bateson* 1909) . . ."

Von *Pearl* und *Surface* (1910) stammt eine Untersuchung über Vererbung des farbigen Gittermusters bei Hühnern. Es wurden zwei Rassen gekreuzt, wovon die eine (Barred Plymouth Rocks) auf den weißen Federn graue Querstreifen trägt, wodurch eine käfiggitterartige Zeichnung des Gesamtgefieders zustande kommt, die andere (Cornish Indian Games) ungestreift schwarz ist. Nimmt man die gegitterte Rasse als Vater, die einfarbige als Mutter, so erhält man eine durchwegs in beiden Geschlechtern gegitterte Nachkommenschaft; nimmt man aber reziprok die einfarbige Rasse als Vater, die gegitterte als Mutter, so treten bei den Kindern die beiden Färbungsformen geschlechtlich differenziert auf: lauter gegitterte Hähne, einfarbige Hennen. Das indifferente Rassenmerkmal ist auch hier zum extragenitalen Geschlechtscharakter geworden. *Hadley* weist auf eine von *Cushman* gezüchtete Mischrasse von Indian Game mit Plymouth Rock hin, wo die Hähne im Gefieder den letzteren gleichen, in der Gestalt zwischen beiden Stammarten die Mitte halten; die Hennen aber sind alle schwarz und ähneln in der Gestalt den Indian Game.

Eine aus Japan stammende Rasse besitzt eine ungeheuere Verlängerung der sichelförmigen Schwanzfedern des Hahnes. Bei Kreuzung dieser Tosa mit den kurzschwänzigen Cochin oder Brahma gibt F_1 verlängerte Schwänze, die aber bei der letzteren Kreuzung die Länge der Tosa nicht erreichen dürften. Die Farbe des Schwanzes ist im allgemeinen mit der übrigen Gefiederfarbe korreliert, nur tritt das Rot der Rückenpartien nicht auf die Sichelfedern über und persistiert das Grünschwarz dieser oft bei sonst ganz hellen Hähnen am Ende des Schwanzes (*Davenport* 1906).

Brütigkeit der Hennen ist dominant über das bei mehreren mediterranen Rassen, z. B. Leghorn, verbreitete Fehlen des Brutinstinktes (Kreuzung mit Indian Game — *Bateson* 1902, mit Houdan — *Hurst* 1905). Hier sowie in der dominanten Eigenschaft gewisser ägyptischer Hühner, namentlich im männlichen Geschlechte laute, durchdringende Schreie auszustoßen, ist der Nachweis einer strengen Scheidung in F_2 jedoch schwer. Reingezogene Tauben mit verbreiterten Zehenhäuten („webfooted"), gekreuzt mit gewöhnlichen (Nönnchen), erzeugen in F_1 keine mit verbreiterten Zehenhäuten. Die Kapuze umgekehrter Federn an der Nonnentaube unterliegt in F_1 der gewöhnlichen Befiederung, kann aber bei Weibchen gelegentlich doch auftreten (*Staples-Browne* 1905).

Sehr zahlreich sind auch die Finkenbastarde, welche meist unter Vermittlung des zahmen Kanarienvogels zur Beobachtung gelangten. Am häufigsten sind Bastarde zwischen Kanarienvogel und Stieglitz gezüchtet worden, und diese bieten uns in bezug auf ihre äußeren Geschlechtsmerkmale einen Gesichtspunkt dar, welcher dem zuvor vom Bastard des

Edel- und des Silberfasans berichteten, dem Austausch der Geschlechtsunterschiede bei Männchen und Weibchen, ähnlich, aber nicht gleich ist. Der männliche Stieglitz hat bekanntlich ein hochrotes, der weibliche ein blaßrotes Gesicht, während es beim Kanari in beiden Geschlechtern gleichfarbig, nämlich meistens gelb ist. Einfarbig gelbes Gesicht haben nun auch die weiblichen Bastarde, vom Hellrot der weiblichen Stieglitzmaske haben sie nichts mitbekommen. Hingegen ist das Gesicht der männlichen Bastarde eine Mischung des Stieglitzrot mit dem Kanariengelb: Orangefarben *(Frisch)*.

Das größte Interesse beansprucht jedoch die Kreuzung der hell-zimtfarbenen, wenigstens in der Jugend rotäugigen „cinnamons"-Kanarien mit schwarzäugigen Rassen. In F_1 fallen beide Geschlechter schwarzäugig aus, wenn als Mutter die rotäugige Varietät gewählt wurde; war aber die rotäugige Varietät als Vater gewählt, so sind zwar alle Männchen in F_1 schwarzäugig, aber die Weibchen (mit seltenen Ausnahmen — *Durham* und *Marryat* 1908) rotäugig. Zwei rotäugige geben stets bloß rotäugige Kanarien.

F_1 schwarzäugige ♂ ♂ × rotäugige ♀ ♀ gibt alle vier möglichen Kombinationen von Augenfarbe und Geschlecht; dieselben ♂ ♂ × schwarzäugigen ♀ ♀ geben bloß schwarzäugige ♂ ♂, aber je zur Hälfte schwarzäugige und rotäugige Weibchen. Die Resultate lassen sich verstehen, falls alle schwarzäugigen Weibchen der grünen und gelben Rassen, nicht aber die Männchen, auch rotäugige Anlagen tragen.

Ähnliche Verhältnisse wie beim Kanarienvogel scheinen bei vielen wilden verwandten Arten zu obwalten, nach dem Vorkommen bloß weiblicher „cinnamon"-Varietäten zu schließen. Männliche „cinnamons" entstehen bei diesen, z. B. dem Grünling (Ligurinus chloris), bloß aus der Vereinigung der „cinnamon"-Weibchen mit den eine Mischform zwischen „cinnamon" und Grün darstellenden „cinnamon-green" (*Galloway* 1909).

Um die wichtigsten einschlägigen Fälle unter den Säugetieren aufzuzählen, bediene ich mich wieder der sehr vollständigen Zusammenstellung von *Przibram* (1910 — dort auch die Literatur), welche übrigens nicht mit Rücksicht auf die Vererbung der Geschlechtscharaktere, sondern nur zu dem Zwecke verfaßt ist, um überhaupt ein Verzeichnis der Art- und Rassenkreuzungen zu gewinnen.

„Wurden die in den beiden Geschlechtern gehörnten Dorsetschafe mit den in beiden Geschlechtern hornlosen Suffolks gekreuzt, so bilden in F_1 alle männlichen Lämmer Hörner, alle weiblichen keine solchen aus. In F_2 erscheinen alle vier Kombinationen aus Hörnertragen und Geschlecht (*Wood* 1906), und zwar in der Art, daß auf etwa 3 gehörnte ♂ ♂ 1 ungehörntes ♂, aber auf 3 ungehörnte ♀ ♀ 1 gehörntes ♀ kommt. Die ungehörnten Männchen und die gehörnten Weibchen dieser F_2-Generation erweisen sich nun bei Weiterkreuzung als rein (*Wood* und *Punnett* 1908; vielleicht gibt es Analoges auch bei Ziegen nach *Boys-Smith*s Zuchten in *Bateson* 1909).

Hornlose Stiere geben mit gehörnten Kühen Rinder, die an Stelle der Hörner starke Querapophysen des Stirnbeines zeigen *(Godine* 1828).

Namentlich bei männlichen F_1 kommen öfters Hornrudimente vor. Diese F_1-Formen untereinander geben 3 hornlose: 1 gehörntes Rind, mit Anpaarung an Hornlose bloß hornlose Rinder (*Spillman* 1905). Doch werden auch bedeutende Abweichungen von diesen Zahlen seitens der englischen Züchter ohne Rücksicht auf die Richtung der Eltern angegeben, so das Auftreten von fast völlig gehörnten in F_1 und das Verhältnis von 6 ungehörnten auf 1 gehörntes Rind in F_2 (*Barrington* und *Pearson* 1905/06). . . .

Der Ziegenbock, Capra hircus ♂, soll Schafe, Ovis aries ♀, zu begatten imstande sein: in Kaaden, Böhmen, wurden nicht weniger als 82 Schafe auf diese Art belegt und erzeugten Nachkommen, die sich bloß durch das feinere Haar und die Abwesenheit der Hörner im männlichen Geschlechte von Schafen unterschieden (*K. Fischer* 1862). Neuerdings wurden ziegenähnliche Bastarde vielleicht der reziproken Kreuzung gesehen (*Waldow von Wahl* 1907). . . .

Ein vierhörniger Ziegenbock zeugte mit zweihörnigen oder ungehörnten Gaisen vierhörnige Nachkommen, ein zweihörniger Bock mit vierhörniger Gais zweihörnige (*Sturm* 1819). Ohrartige Halsanhänge dominieren über deren Abwesenheit, weißes Fell über schwarzes, aber nicht ganz über rotes (*Davenport* 1906, 1908). . . .

Afrikanischer Buckelochse oder Sanga, Bibos sondaïcus var. africanus ♂ × Bos taurus ♀ ließen Kuhkälber ohne Fettbuckel, nur mit etwas breiterem Widerrist, hingegen Stierkälber mit Buckel, nur bedeutend geringerer Größe hervorgehen; sonst erinnert die Kreuzung auch in der braunroten Farbe an den Buckelochsen, nur die Milchleistung kam fast jener der verwendeten Anglerkühe gleich; die männlichen Bastarde waren fruchtbar (*Sakowsky* 1905). . . .

Erwähnt sei noch die „gekreuzte“ Vererbung bei Kalbdrillingen: zwei weibliche Partner hatten die typische rote Farbe mit weißem Gesicht des väterlichen Hereford, der männliche Partner die falbe Farbe der Gueinseymutter (*Pearl* 1907).

Die Vermischung der englisch-friesischen Niederungsrasse ♂ mit der Schweizerkuh ♀ vereinigt an dem Produkte den stärkeren Vorderteil der ersteren, den stärkeren Hinterteil der letzteren zu einem geraden Rücken (*Sturm* 1819).

Die Milchmenge und Konsistenz soll sich nach der väterlichen Rasse richten (*Godine* 1828), wovon es aber entschieden Ausnahmen gibt, wie aus dem Auftreten einer Kuh hervorgeht, die in besonders hohem Grade einen geringen Fettgehalt der Milch auf ihre Nachkommen ersten und zweiten Grades vererbte (*Arenander* 1908). . . .

Bastarde von Löwe, Felis leo × Tiger, Felis tigris, sind wiederholt gelungen (*van Aaken, Hagenbeck* 1897). Diese Bastarde, Männchen, sind größer als jede der Stammarten. Von den Löwen haben sie die Farbe ihres Felles ererbt, doch läßt sich auch hier das sattere Kolorit des Tigerfelles nachweisen. Die Tigerzeichnung ist ebenfalls, wenn auch nur verhältnis-

mäßig schwach ausgeprägt, so doch deutlich sichtbar. Die Mähne des Löwen fehlt aber durchaus und wird durch einen Tigerbackenbart ersetzt. . . . .

Eine besondere Komplikation findet sich in der Vererbung der gelben Haarfarbe bei Katzen. Es war lange bekannt, daß die dreifarbigen schwarz-gelb-weißen Katzen fast stets weiblichen Geschlechtes sind. Das zugehörige Männchen scheint ganz gelb zu sein. Gelb mit Schwarz gepaart, gibt Gelb, aber dieses ist nur bei den Katern über den ganzen Körper verbreitet, während es bei den Katzen mit Schwarz, meistens auch mit Weiß, gescheckt erscheint. Analog dem Schwarz und Orangegelb verhalten sich die diluten Farben Blau und Crême (*Doncaster* 1905)."

Beim Menschen neigen namentlich zwei pathologische Merkmale dazu, einen im Geschlecht begrenzten Vererbungsmodus zu zeigen, d. h. als Geschlechtsmerkmale aufzutreten: die Farbenblindheit, welche beim Manne dominant, in der Frau rezessiv ist, so daß Frauen sehr selten farbenblind sind, aber diese Augenkrankheit ihrer Väter auf die Söhne übertragen *(Nettleship)*. Ähnlich verhält sich die nur bei Männern auftretende Bluterkrankheit (Hämophilie — *Lossen*, *Addis*).

Im Pflanzenreich gehören hierher die Versuche von *Correns* (1907) an der weißen Lichtnelke (Melandrium album) und der roten Lichtnelke (Melandrium rubrum), zwei streng diözischen Pflanzenarten. Bei jener springt die Samenkapsel mit vorgestreckten Zähnen auf, bei dieser mit zurückgekrümmten Zähnen. „Befruchtet man nun ein Weibchen des Melandrium album mit Pollen des Melandrium rubrum, so haben alle weiblichen Individuen des Bastardes zurückgekrümmte Kapselzähne, lange nicht so stark, wie Melandrium rubrum sie hat, aber doch sehr deutlich. Die Keimzellen des Melandrium rubrum, die auf einer männlichen Pflanze gebildet wurden, die nie eine Kapsel, ja nur ein kleines Rudiment des Fruchtknotens überhaupt hervorbringt, müssen also dieses Merkmal des weiblichen Melandrium rubrum übertragen haben, in einer Form zudem, in der es gleich aktiv werden konnte. Auch in der Größe und in der Beschaffenheit der äußeren Haut der Pollenkörner unterscheiden sich Melandrium album und rubrum merklich. Die Pollenkörner der männlichen Individuen des Bastards, den man durch die Bestäubung eines Weibchen von Melandrium album mit Pollen eines Männchens von Melandrium rubrum erhält, zeigen die Unterschiede ziemlich ausgeglichen."

Eine andere einschlägige Erscheinung ist eigentlich nur im Pflanzenreich zuhause: die Xenienbildung. Befruchtet man beispielsweise die Stempelblüten von Zea mays alba, deren Körner weißgelb sind, mit Pollen von Zea mays coeruleo-dulcis, so bekommen laut *Correns* (1901) die Früchte das schwarzblaue Endosperm der letzteren Rasse. *E. v. Tschermak* bestäubte eine Melonenblüte mit Gurkenpollen und erhielt Früchte mit vermindertem Zuckergehalt (1902); er machte den Vorschlag, dies Verfahren für Milchverbesserung der Kühe auszuprobieren, indem man erwarten dürfte, daß eine wenig Milch gebende Kuh, gekreuzt mit einem Stier aus stark milchender Rasse, die eigene Laktationsfähigkeit, ganz abgesehen

von der ihrer weiblichen Kälber, erhöhen werde (1907). Bei den Pflanzen erklärt sich die Erscheinung durch eine Doppelbefruchtung, die mit der Bestäubung gegeben ist: die Frucht stellt eigentlich eine Zwillingsbildung dar, aber nur der eine Embryo entwickelt sich, der andere, der abortive Endospermembryo, geht vollständig in der Ernährung des ersten auf. Deshalb sind ähnliche Fälle des Tierreiches, wo nur einfache Befruchtung stattfindet, die vom weiblichen Körper gelieferten Hüllen aber nichtsdestoweniger vom Vater beeinflußt sein können, nicht als „Xenien“ im Sinne der Prioritätsdefinition aufzufassen; der Nachtfalterbastard Pygaera curtula ♀ × P. reclusa ♂ (*Newman* 1899) schlüpft aus Eiern, die denen der Vaterart gleichen. Die Indian-Gamehühner legen braune, die weißen Leghorn weiße, deren Bastarde hellbraune Eier (*Bateson* 1902); gelbe Cochinhühner legen braune, schwarze Hamburgh-Hühner weiße Eier, und die Eier der Blendlinge sind ebenfalls intermediär gefärbt. Hingegen ergab die Kreuzung zweier Rassen, die beide weiße Eier legen (weiße Leghorn mit Houdan) bloß weiße Eier zum Zeichen, daß nicht vielleicht andere Vorgänge bei der Bastardierung, sondern ganz ausgesprochen die Übertragung von der Vaterrasse her Schuld daran ist (*Hurst* 1905). Zuletzt hat *A. v. Tschermak* hierfür eine ganze Menge Beispiele gebracht, die er aus Kreuzungen des Kanarienvogels mit anderen Finkenarten gewann.

Trotzdem es noch sehr viele einschlägige Zuchtversuche gäbe, schließe ich die Darstellung der Züchtungsmethode schon jetzt ab, da alle weiteren Versuche an Vögeln und Säugern uns prinzipiell nichts Neues mehr bringen würden.

Kurze Zusammenfassung der Resultate über planmäßige Züchtung mit Geschlechtscharakteren.

1. Die Geschlechtscharaktere zeigen, wie aus Bastardierungsversuchen hervorgeht, genau dasselbe erbliche Verhalten wie Spezies- und Rassencharaktere. In ihrer Uniformität bei der ersten, in ihrer Aufspaltung bei der zweiten Bastardgeneration offenbart sich die Gültigkeit der *Mendel*schen Regeln. Gehen sie nach der alternativen Vererbung (*Mendel*sche Prävalenzregel), so sind sie ihrem Rang nach durchschnittlich Rassencharakteren gleich zu achten; gehen sie nach der Mischlingsvererbung, so daß die Bastarde bezüglich der in Betracht kommenden Merkmale zwischen ihren Eltern die Mitte einnehmen, so sind sie im allgemeinen Artcharakteren gleichzusetzen.

2. Die Geschlechtsmerkmale des Männchens können auch vom Weibchen vererbt werden und umgekehrt.

3. In einzelnen Fällen kommt ein förmlicher Austausch der Geschlechtscharaktere vor, so daß Merkmale, die bisher dem Männchen der Stammart zukamen, bei den Bastarden zu Eigentümlichkeiten des Weibchens werden oder umgekehrt. Doch gehört diese Erscheinung zu den Seltenheiten.



4. Sehr häufig beobachtet man hingegen bei Bastardierungsversuchen, daß Art- oder Rassenmerkmale, die sich bei den Stammformen in keinerlei Weise sexuell differenziert zeigten, d. h. beiden Geschlechtern gleichmäßig zukamen, sich bei den Bastarden auf ein bestimmtes Geschlecht beschränken. Gewisse indifferente Merkmale der einen Stammform werden dann nur bei männlichen oder nur bei weiblichen Bastarden angetroffen, beim andersgeschlechtlichen Rest der Mischlingsgeneration vermißt. Nicht selten erweisen sich sogar die Merkmale beider Stammformen in den Bastarden geschlechtlich beschränkt, so zwar, daß dann alle Männchen der Bastarde dazu neigen, vorzugsweise der einen, die Bastardweibchen, vorzugsweise der anderen Stammform zu gleichen.

5. Es sind Fälle bekannt, in denen ein Rassenmerkmal der einen Stammform nur dann zum Geschlechtscharakter der Bastardform wird, wenn die Kreuzung der Stammformen stets in einem bestimmten, gleichen Sinne vorgenommen wird; wenn man also z. B. von der einen Stammform das Männchen, von der anderen das Weibchen der Elterngeneration entlehnt. Sobald man die Kreuzung ebenderselben Stammrassen reziprok ausführt, unterbleibt die sexuelle Aufdifferenzierung, Männchen und Weibchen der Bastardgenerationen sind sich dann in bezug auf das betreffende Merkmal ganz gleich.

6. Neben der sexuellen Beschränkung bisher indifferenter Merkmale kommt auch das Umgekehrte vor, daß nämlich die Bastardierung Geschlechtsunterschiede verwischt, die bei den Stammformen bereits bestanden haben. Dies kann auf eine doppelte Weise geschehen:

a) Durch derart vollständige Dominanz des betreffenden Merkmales der einen Stammform, daß alle Bastarde, auch die andersgeschlechtlichen, das Merkmal tragen.

b) Durch vollständiges Verschwinden des Merkmales, so daß alle Bastarde, auch die gleichgeschlechtlichen, es vermissen lassen. Dieser Fall ereignet sich besonders bei Kreuzung nicht sehr nahe verwandter Formen (stark verschiedener Rassen oder Spezies), wobei die Mischlingsgeneration ein atavistisches Aussehen gewinnt. Es ist dann eben derjenige Zustand wiederhergestellt, bei welchem in der Stammesgeschichte einer Art die später differenzierten Geschlechtsunterschiede noch nicht vorhanden waren.

Alle sechs Punkte der Zusammenfassung gestatten den gemeinsamen Schluß (und zwar nunmehr mit weitaus größerer Sicherheit als nach gewissen Anzeichen, die sich schon in den früheren Kapiteln aufdrängten), daß die extragenitalen Geschlechtsunterschiede sich aus Spezies- oder Varietätenmerkmalen herleiten, aber unter den verschiedenen Stoffwechselbedingungen, die einerseits im männlichen, andrerseits im weiblichen Körper herrschen, nicht gleichmäßig gut gediehen, sondern nur unter den ihnen am besten zusagenden Bedingungen, also entweder beim Männchen oder beim Weibchen, erhalten bleiben. Wiederholt betont habe ich die unzwei-

felhaft größere vitale Energie des männlichen Geschlechtes, seinen reicheren Stoffumsatz, der vielleicht zum Teil auf die größere Sparsamkeit in Verwendung der Geschlechtsprodukte zurückgeht. Daraus ergibt sich, daß differenziertere, stark ausgesprochene Spezies- oder Varietätencharaktere besonders gut beim Männchen erhalten werden, welches in der Lage ist, den zu ihrer vollkräftigen Erhaltung notwendigen Ernährungsstrom zur Verfügung zu stellen, während die weniger ausgesprochenen, primitiveren Merkmale sich am weiblichen Körper heimischer fühlen können.

Die sicherste Basis für diese in hypothetischer Form bereits aus den Versuchen der reinen Züchtungsmethode ableitbare Schlußfolgerung liefern aber erst diejenigen Experimente, wo Geschlechtsunterschiede mit Hilfe von äußeren, physikalischen Faktoren künstlich beeinflußt oder neu hervorgerufen worden sind.

VIII. Beeinflussung oder Hervorrufung von Geschlechtsunterschieden durch äußere Faktoren.

Die meisten Erfahrungen liegen auch hier wieder bei Schmetterlingen vor, diesen Lieblingsobjekten der Amateur- und der ersten wissenschaftlichen Züchter.

Standfuß (1896, S. 240 und 210, Fußnote) hatte dem Weibchen des Zitronenfalters (Rhodocera rhamni L.) durch längere Einwirkung hoher Temperatur auf die Puppe die dunkler gelbe Flügelfärbung des Männchens verliehen und berichtet (1898, S. 6, 1. Fußnote) über einen Fall, wo das Umgekehrte gelungen war, nämlich dem Männchen durch Kälteeinwirkung auf die Puppe das blaßgelbe Kleid des Weibchens zu geben. Weiter hat *Standfuß* (1896, S. 8) beim Apollofalter (Parnassius Apollo, L.), dessen Weibchen nach *Berge-Rebel* (S. 6) stets dunkler und vollständiger gezeichnet ist und von welchem (S. 7) eine klimatische Rasse (var. brittingeri Rbl. und Rghfr. aus Oberösterreich und Steiermark) existiert, deren Männchen ebenfalls stärker grau bestäubt auftreten, durch Kältewirkung diese im männlichen Geschlecht der weiblichen Form angenäherte Abart hergestellt, ja überboten; endlich hat *Standfuß* (ebenda) auch durch Wärmeeinwirkung den weiblichen Typus des Apollo in den männlichen aufgehellt. Das von *Standfuß* (1898) erwähnte Weibchen der Perisomena coecigena Kup., welches nach Überwinterung der Puppe im Zimmer mit männlich gestalteten Fühlern auskroch, ist wohl anders zu beurteilen: hier dürfte Scheinzwittertum, und zwar ein Gynandromorphismus vorliegen.

Frings (1909, S. 34 u. 35) hat bei dem Spinner Cosmotriche potatoria L. durch sechswöchentliche Herabsetzung der Temperatur auf 6° C eine Konvergenz der beiden Geschlechter bewirkt, die einander hinsichtlich der Flügelfärbung auf halbem Wege entgegenkamen: die Männchen nähern sich dem hell ockergelben Weibchen durch entsprechende Aufhellung ihrer sonst dunkel violettbraunen Flügel, die ockergelbe Farbe der Weibchen ging



bei manchen Exemplaren mehr zu Violett, bei anderen mehr zu Braun über. „Hält man die beiden Geschlechter dieser Falter nebeneinander, so erscheint der ganze große Färbungsdimorphismus gänzlich geschwunden, d. h. die Geschlechter sind in ihrer Farbe völlig gleich geworden. Einzelne Falter, und zwar besonders Weibchen, gehen über die Mitte des Färbungsabstandes sogar noch hinaus und erscheinen in einem dem normalen männlichen recht ähnlichen Kleide", was als große Seltenheit auch in der Natur vorkommt.

In neuester Zeit hat *Kosminsky* (1911) am Schwammspinner (Lymantria dispar L.) durch äußere Einflüsse folgende Veränderungen mit Anzeichen des anderen Geschlechtes erlangt: Beim Männchen verhältnismäßig wenig Merkmale, nämlich Weißwerden, wie es früher schon *Pictet* an derselben Art erzielt hatte und *Kosminsky* nun neuerdings durch Temperaturerhöhung erzielte; ferner Übergang der Flügelschuppen vom männlichen in den weiblichen Typus durch Verschmälerung im Mittelfeld und Modifikation in Größe, Zahl und Form der Fortsätze. Beim Weibchen „allgemeines Grauwerden (unter Einfluß von Kälte), Einfarbigkeit der Füße (Einfluß von Wärme und Kälte); helle Schuppen an den Fühlern (Kälteeinfluß); Verlängerung der Fiedern an den Fühlern, wobei die längsten auf die Mitte des Fühlers kommen, wie beim Männchen" (bei *Kosminskys* früheren Versuchen [1909] unter Kälteeinwirkung, bei den neuen [1911] auch unter Wärmeeinfluß). Daß ein und dieselbe Veränderung bzw. morphologische Annäherung der Geschlechtscharaktere sich unter beiderlei Temperaturextremen vollziehen kann, fällt nicht besonders auf, da dies von *Standfuß, Fischer, Schroeder* auch für veränderte Speziesmerkmale festgestellt wurde. Kälteeinfluß auf Puppen des Stachelbeerspanners (Abraxas grossulariata) veränderten (*Kosminsky* 1912) zwar nicht die Kopulationsorgane des Männchens, wohl aber die des Weibchens: die Lamina dentata wird blaßer und völlig depigmentiert, die Dornen daran werden kleiner, die Falten weniger tief, die Randzähne werden schwächer oder schwinden, die ganze Lamelle wird dünner; umgekehrt wird die Lamelle, welche das Ostium bursae bedeckt, im ganzen dicker, faltiger, infolgedessen ihr Hinterrand gezähnelt und nicht mehr konkav, bisweilen sogar konvex. Die Kälteveränderungen der beiden so nahe benachbarten Organe sind also entgegengesetzte: die Lamina dentata erleidet Hemmung, die Lamelle des Ostium bursae erfährt Beförderung ihrer Entwicklung. — In der theoretischen Wertung seiner Ergebnisse erwähnt *Kosminsky* 1911 des Erklärungsversuches von *Linden* 1904: beim Männchen finde „ein energischerer Stoffumsatz statt; wenn wir eine weibliche Puppe dem Wärmeeinfluß aussetzen, so erhöhen wir die Energie des Stoffwechsels und geben ihr die physiologischen Bedingungen des Männchens, infolgedessen männliche Merkmale sich einstellen". „Diese Erklärung", meint dazu *Kosminsky* (1911, S. 335), „dürfte kaum akzeptiert werden, da bei meinen Versuchen und denen von *Frings* die Weibchen gerade unter Kälteeinfluß das Kleid der Männchen anlegten." Wir brauchen jedoch der *Linden*schen Erklärung nur die Beschränkung gerade auf erhöhte Temperatur wegzu-

nehmen, um sie doch ganz gut auf alle Fälle anwenden zu dürfen: der Stoffwechsel des Männchens bleibt eben unter allen Umständen energischer als der des Weibchens, das Männchen ist unter sämtlichen äußeren Bedingungen das beweglichere, fortschrittlichere, rascher veränderliche Geschlecht. Wenn es daher, in seiner Eigenschaft als Vorläufer des Weibchens, eine Eigenschaft gerade unter Kälteeinfluß eher erworben hatte als dieses, so ist eben dem Weibchen wiederum unter Kälteeinfluß Gelegenheit gegeben, jenem darin nachzuhinken. Daß sich das Männchen jetzt nicht noch stärker verändert und der Abstand zwischen beiden Geschlechtern gewahrt bleibt, nur um eine Strecke verschoben wurde, rührt offenbar nur daher, daß das Männchen bei seinem Vorauseilen auch früher an die Grenze der Modifikabilität gelangte. Jedes Merkmal ist ja nur in beschränktem Grade modifizierbar: aus den Fühlern eines Schmetterlings wird niemals ein Geweih; und je weiter seine Modifikabilität von der Umwelt bereits getrieben wurde, desto langsamer und schwerer, selbst für einen leicht veränderlichen Organismus, kann eine größere Verschiebung stattfinden.

Mehrere einschlägige Versuche stammen von *Pictet:* Die Raupen des Schwammspinners (Lymantria [Ocneria] dispar) zeigen schon als solche, nicht erst nach der Metamorphose, deutliche Geschlechtsunterschiede: die männlichen Raupen sind heller, die 8 hinteren Segmente deutlich dunkler als die 5 vorderen; die Warzen sind hier blau, dort rot, aber im ganzen mattgefärbt. Die weiblichen Raupen haben keine derart abgeteilte Grundfarbe, sondern sind gleichmäßig dunkelbraun, mit leuchtend blau bzw. rot gefärbten Warzen. Fütterung mit Esparsette oder Löwenzahn, die einer sehr guten Ernährung gleichkommt, brachte alle 200 Raupen des betreffenden Versuches, auch die männlichen, zum Aussehen der weiblichen. Mit Pimpernelle, die einer leidlich guten Ernährung entspricht, dominierten zwar nicht ausschließlich, aber überwogen noch immer die weiblich gefärbten Raupen. Hingegen lieferte die Fütterung mit Nußblättern, die eine unzureichende Ernährung bedeuten, 400 Raupen von durchweg männlichem Habitus. Ein Einfluß auf die essentialen Geschlechtsorgane, auf das Geschlechtsverhältnis der Raupen und Falter, ist damit nicht verbunden, die Veränderung betraf nur die äußeren Geschlechtsmerkmale. Es ist gar nicht ausgeschlossen, daß diejenigen, im II. Kapitel kurz erwähnten Experimentatoren, welche bei Aufzucht von Raupen mit verschiedenen Nahrungsmengen positive Erfolge in bezug auf Geschlechtsbestimmung erhalten haben sollen, sich zum Teil durch das Aussehen der Raupen täuschen ließen.

Wird Lymantria dispar mit Nuß-, statt mit Eichen-, Birken- oder Obstbaumblättern aufgezogen, so sind auch noch die männlichen Falter insofern den Weibchen ähnlich, als ihr normales Graubraun beinahe zum Weiß des Weibchens aufgehellt erscheint. Die Weibchen hinwiederum nähern sich in bezug auf geringe Körpergröße den Männchen. Es ist wie bei der Kastration, wo zwar auch gewisse Annäherungen der Geschlechts-

charaktere stattfinden, aber zugleich in eine neue Variationsebene hinein, die außerhalb der reinen Konvergenzlinie liegt, gravitiert wird. Die Züchtung mehrerer Generationen in *Pictet*s Fällen beweist aber, daß nicht etwa Hungerkastration vorlag.

Raupen der Nonne (Psilura monacha) wurden teils mit Eichen-, teils mit Nußblättern gefüttert. In der zweiten, mit Nuß aufgezogenen Generation ergab sich ein annähernder Ausgleich der Geschlechtsunterschiede in bezug auf Zeichnung und Größe. Die für gewöhnlich hellgelben Männchen des Ringelspinners (Malacosoma neustria) nehmen, wenn die Raupen mit jungen Kirschlorbeerblättern gefüttert werden, die dunkelbraune Farbe des Weibchens an. Während beim Ringelspinner die normalen Männchen hellgelb, die normalen Weibchen braun sind, ist es beim Eichenspinner (Lasiocampa quercus) umgekehrt: die Männchen sind dunkelbraun, die Weibchen gelb. Durch Fütterung der Raupen mit Esparsette oder Pimpernelle kann man aber die Weibchen im dunklen Gewande normaler Männchen erscheinen lassen; durch alte Kirschlorbeerblätter, Nuß- oder Sorbusblätter gelingt es, das dunkelfarbige Männchen annähernd in die Farbe des Weibchens aufzuhellen. Wenn die Raupen des kleinen Nachtpfauenauges (Saturnia pavonina) mit Nuß anstatt mit Pomaceen oder Eichenblättern ernährt werden, schlüpfen die Männchen mit etwas durchscheinenden Flügeln aus der Puppe, wie sie sonst nur dem Weibchen zukommen. Diesen Versuchen von *Pictet* gesellt sich endlich noch ein Versuch von *Standfuß* (1896), und zwar an dem kleinen Bärenspinner Nemeophila plantaginis: normalerweise besitzen die Männchen gelbe oder weißliche, die Weibchen rote Hinterflügel. Südliche Varietäten, so die var. caucasica Mén. in den armenischen Kaukasusgebieten haben aber auch im männlichen Geschlechte gerötete Hinterflügel, und dasselbe zeigte sich bei der typischen, mitteleuropäischen Form in zweiter Generation, als man sie an wärmer gelegenen Orten bei Wiesbaden und Straßburg fliegen ließ oder, noch besser, bei erhöhter Temperatur züchtete. Ähnlich steht es mit Arctia flavia Fuessl., wo zwar beide Geschlechter gelbe Hinterflügel besitzen, gelegentlich aber die Weibchen eine Rückschlagsform mit roten Hinterflügeln bilden, die Männchen nie mehr. *Standfuß* schließt daraus, daß Arctia flavia ursprünglich wie der bekannte gemeine Bärenspinner Arctia caja in beiden Geschlechtern rotflügelig war; das weibliche Geschlecht hat dann noch längere Zeit rote Hinterflügel beibehalten als das männliche, welches sich ja überhaupt meistens schneller verändert. Dann war eine Form hergestellt, wie wir sie heutzutage bei Nemeophila plantaginis sehen. Endlich wurde auch das Weibchen gelbflügelig, aber nicht ohne daß auch jetzt noch gelegentlich Atavismen zur Rotflügeligkeit auftreten.

In vieler Beziehung ganz ähnlich zu beurteilen sind meine eigenen Versuche (*Kammerer* 1910 a) an Eidechsenarten, wobei, um die Ähnlichkeit der Fälle mit denen von *Standfuß* an Nemeophila und Arctia auch nach der äußerlichen Seite hin zu vervollständigen, noch hinzukommt, daß es

sich ebenfalls wesentlich um die Farben Rot, Gelb, Weiß handelt, welche ineinander übergehen.

A. Mauereidechse (Lacerta muralis): 1. Lacerta muralis (die zu den Versuchen genommene Rasse) besitzt im weiblichen Geschlecht normalerweise zwei ganzrandige, scharf abgegrenzte, dunkle Längsbinden auf der Dorsalseite und eine weiße, ungefleckte Ventralseite; im männlichen Geschlecht sind die Dorsalbinden durch Einwachsen der braungrauen Grundfarbe zum großen Teile aufgelöst, die Ventralseite ist rot (bei südlichen Exemplaren manchmal gelb oder weiß), immer schwarzgesprenkelt, und ein Teil der lateralen Bauchrandschildchen ist blau.

2. Durch Temperaturerhöhung ist es möglich, den weiblichen Farbentypus in den männlichen überzuführen, dergestalt, daß jetzt auch die Weibchen ausgerandete Rückenbinden, blaue (wenn auch an Zahl, Größe und Intensität geringere) Flecken auf den Bauchmarginalschildern und eine rote Unterseite bekommen. Die Sprenkelung, wie sie das Männchen auf der Unterseite trägt, bleibt beim Weibchen aus.

3. Das heranwachsende Schwanzregenerat des Männchens ist unterseits rot, das gleichalterige des rotbäuchig gemachten Weibchens aber normalfarbig (weiß, gegen die Spitze zu dunkel getönt).

4. In kühlere Temperatur rückversetzt, schwindet die rote Ventralfärbung der Weibchen noch an denselben Individuen. Die von der Wärme induzierte Beschaffenheit der Dorsalbinden und Lateralflecken bleibt bestehen.

5. Trotzdem ist diese erworbene Rotfärbung, solange sie persistieren kann, vererblich, und ebenso die übrigen Farbenveränderungen. Die erworbenen Eigenschaften nehmen bei den Nachkommen ab in dem Maße, als sie auch bei den unmittelbar beeinflußten Müttern zurücksinken.

6. In der Kreuzung weißbäuchiger mit rotbäuchigen Individuen ergibt, gleichviel, ob die Rotbäuchigkeit erworben oder angeboren war, Rot mit Rot kein Weiß, Weiß mit Weiß hingegen auch Rot, welches dann bei den Nachkommen, außer in der ursprünglichen Einfarbigkeit, auch in Form von roten, über alle Partien der Unterseite verbreiteten Flecken auftreten kann.

B. Karsteidechse (Lacerta fiumana): 7. Lacerta fiumana (die in den Versuchen verwendete Rasse) besitzt im weiblichen Geschlecht normalerweise scharf abgehobene dunkelbraune Längsstreifen auf der dunkelgrünen Dorsalseite und eine gelbe Ventralseite, im männlichen Geschlecht eine dunkelbraun gefleckte, im übrigen grüne Dorsalseite, rote Ventralseite und blaue Marginalschilder an den Flanken.

8. Durch Temperaturerniedrigung wird die Oberseite beider Geschlechter aufgehellt: die Grundfarbe von Dunkel- zu Hellgrün, die eingeschränkte Zeichnung von Dunkel- zu Hellbraun. Die Unterseite beider Geschlechter nimmt ein unreines, glanzloses oder mattglänzendes Weiß an. Die Bauchrandschilder behalten ihre frühere Farbensattheit.

9. Durch Temperaturerhöhung wird die Oberseite beider Geschlechter verdunkelt: die Grundfarbe von Grün zu Braun und Grau, die ausgedehnte Zeichnung von Braun zu Schwarz. Die Unterseite verändert sich nur beim Männchen: es wird weißbäuchig, das Weiß ist rein und stark glänzend. Die Bauchrandschildchen werden statt dunkelblau blaßblau.

10. In mittlere Temperatur rückversetzt, bekommen die in der Kühle bei beiden Geschlechtern, in der Hitze beim Männchen weiß gewordenen Ventralseiten wenigstens in Form eines Schimmers oder Anfluges die früheren Farben wieder. Das Merkmal der Rückenfleckung beim Männchen, der Rückenstreifung beim Weibchen war in keiner Versuchsreihe, weder in Kühle noch in Wärme, modifiziert worden.

11. Die erworbene Eigenschaft der weißen Bauchfärbung, mag sie als Folge erniedrigter oder erhöhter Temperatur aufgetreten sein, ist vererblich. Bei den Nachkommen kann man aber an der Beschaffenheit des Weiß nicht erkennen, ob es mit Hilfe des positiven oder des negativen Temperaturextremes induziert war. Die induzierte Eigenschaft nimmt ab mit jedem späteren Gelege, und zwar an Zahl weißbäuchiger Nachkommen, an Ausdehnung und Reinheit der Weißfärbung.

12. In der Kreuzung weiß- und rot-, bzw. gelbbäuchiger Individuen ergibt Rot mit Gelb kein Weiß, Weiß mit Weiß hingegen auch Rot, welches ebenso wie das Gelb an Stelle seiner ursprünglichen Einfarbigkeit als Scheckung auftreten kann, die sich aber nicht auf alle Teile der Unterseite erstreckt, sondern nur folgende Kombinationen zuließ: Schwanzunterseite einschließlich Analgegend und Schenkelinnenflächen rot; Kehle rot, übrige Unterseite in beiden Fällen weiß; Schwanzunterseite einschließlich Analgegend und Schenkelinnenflächen rot, übrige Unterseite gelb: Kehle gelb, Brust und Bauch weiß, Schwanzunterseite nebst Analgegend und Schenkelinnenflächen rot.

13. Während der die Rückenzeichnung betreffende Geschlechtsunterschied in der Paternalgeneration durch keinen Faktor aufgehoben erschien, ist jene bei einem Teile der Nachkommen aus hoher Temperatur zugunsten unikolorer grün- bis eisengrauer Färbung (forma olivacea) verschwunden.

C. Andere Lacerten: 14. Die Zauneidechse, Lacerta agilis (die zum Experiment benutzte Rasse) besitzt im männlichen Geschlecht zur Paarungszeit grüne, von brauner Rückenzone deutlich abgehobene Flanken, welche beim Weibchen gleich dem Rücken braun oder grau sind. In hoher Temperatur bleibt das Brunstmerkmal der lateralen Grünfärbung auch während der Paarungszeit aus, so daß beide Geschlechter nunmehr jahraus jahrein düsterfarbig erscheinen. Es wurde in diesem Versuch aber auch keine sonstige Brunsterscheinung und keine Kopulation mehr beobachtet.

15. Die Smaragdeidechse, Lacerta viridis (die zum Experiment gewählte Rasse) besitzt im männlichen Geschlechte eine von der strohgelben übrigen Unterseite abstechende, lasurblaue Kehle, im weiblichen Geschlecht eine gelbe oder weißliche Kehle. Bei konstanter Temperatur von 25°, was



einer durchschnittlichen mäßigen Temperaturerhöhung entspricht, werden die Kehlen der Weibchen ebenfalls blau.

16. Bei wesentlich stärkerer Temperaturerhöhung verlieren die Kehlen in beiden Geschlechtern die blaue Färbung und werden der übrigen, gelben Unterseite hierin gleich. Diese letzte Umfärbung bedeutet eine Annäherung an die südöstliche Unterart subsp. major von Lacerta viridis. —

Da es sich in meinen Versuchen an Lacerta muralis darum handelte, einen Dimorphismus innerhalb des Weibchens zu erzeugen, und da es dort durch Temperatureinflüsse tatsächlich gelungen war, zwei Weibchenformen zu erzielen, eine, welche dem Männchen ähnlich ist, die andere, welche durch gewisse Merkmale von ihm abweicht, so führt uns dieser Fall noch einmal zurück zu den Beispielen weiblicher Polymorphismen, welche bei Tagfaltern vorkommen und in der Literatur, namentlich der älteren systematischen und morphologischen Literatur, so gerne durch Mimikry erklärt werden, indem eine oder einige Weibchenformen anderen Arten ähnlich sehen. So gleicht bei dem malaiischen Papilio memnon eine Reihe von weiblichen Formen dem Männchen, während eine andere Reihe dem Papilio memnon gleichsieht und diesen angeblich kopieren soll. Es ist aber mehr als wahrscheinlich, daß in allen Fällen, in denen es sich um nahe Verwandte handelt, eine selektiv entstandene „Mimikry“ nicht vorliegt; sondern ein Teil der Weibchen wurde durch einen äußeren Faktor, der ähnlich auf sie wirkte wie in meinen Versuchen auf diejenigen von Lacerta, zur Differenzierungshöhe des Männchens emporgehoben, während ein andrer Teil, vom nämlichen Faktor nicht getroffen oder ihm größeren Widerstand leistend, der ursprünglichen Gestalt treu blieb.

Daß nun diese ursprünglichere Gestalt einer dritten Form, einer oder mehreren nahe verwandten Arten ähnelt, ist zwangloser als durch Mimikry zu erklären: die jenen Formen gemeinsame Gestalt, auf der das Weibchen der ersten Art zum Teil zurückblieb, ist die phyletisch ältere, niedriger stehende, und die Arten, bei denen sich jene Gestalt noch auf beide Geschlechter erstreckt, sind näher dem Hauptstamm, ähnlicher der Urform, von der sich die einzelnen Vertreter der betreffenden Gruppe abgezweigt haben, somit ursprünglicher als diejenige Art, wo nur noch das Weibchen oder sogar nur mehr ein Teil der weiblichen Individuen den alten Charakter bewahrt hat, während ihn die übrigen weiblichen und alle männlichen Individuen bereits aufgegeben haben. Geschieht dieses Aufgeben, dieser von äußeren Faktoren begünstigte Erwerb neuer Charaktere nicht bei allen Weibchen gleichförmig, sondern folgen sie den Männchen in Etappen, so resultiert daraus der Dimorphismus oder Polymorphismus, indem die einzelnen Glieder der Kette, welche zusammen den von der vorschreitenden Entwicklung eingeschlagenen Weg angibt, noch längere Zeit sichtbar bleiben.

Sehr verwandt mit dieser Mimikryfrage ist die der Deckfärbung beim Brüten, welche vielen weiblichen Vögeln zugeschrieben wird. Hier wie dort handelt es sich ja um schützende Ähnlichkeiten, hier wie dort

wird die züchtende Wirkung der Selektion in Anspruch genommen. Das unauffällige Kleid der Vogelweibchen ist aber jedenfalls auch nichts anderes, als der Ausdruck geringerer Variation und des Verbleibens auf undifferenzierterer phylogenetischer Stufe. Dies wird besonders gestützt durch Fälle, wo das Männchen in Gefangenschaft, ohne sich im übrigen zu verändern, für immer das Federkleid des Weibchens annimmt bzw. in unserer Auffassung zurückgewinnt. Vielleicht das markanteste Beispiel dieser Art ist der Fichtenkreuzschnabel (Loxia curvirostra): schon nach der ersten Käfigmauser pflegt, wie ich aus eigener Erfahrung weiß, das hochrote Kleid des erwachsenen Männchens dem grünen oder graugrünen des Weibchens Platz zu machen, und nur in Gartenvolieren bei Überwinterung im Freien bleibt es erhalten. Das Hänflingsmännchen (Acanthis cannabina) bekommt zwar noch an Brustseiten und Scheitel, wie mir Herr Inspektor *Kraus* von der Schönbrunner Menagerie in Wien mündlich mitteilt, bei den ersten Mausern des Gefangenlebens einige seiner karminroten Federn, aber nach und nach verschwinden auch sie. Ähnlich steht es beim Buchfink (Fringilla coelebs), und ähnlich bringt der Federwechsel in der Zimmervoliere gehaltener Webervögel nur einige Male noch das männliche Prachtkleid.

Hier wäre noch die Frage aufzuwerfen, inwieweit das am Weibchen oder Männchen unter dem Einflusse äußerer Faktoren beobachtete Auftreten von Merkmalen des jeweils entgegengesetzten Geschlechtes einer mangelhaften Entwicklung oder Rückbildung der Gonaden zuzuschreiben ist, in den Schmetterlings- und Lacertenversuchen einer Hitze- oder Kältekastration? Wir wissen ja, am überzeugendsten aus den Beobachtungen von *Tandler* und *Keller* am Murbodener Rind, daß auch die operative Kastration eine Konvergenz der Geschlechtscharaktere bewirkt, und zwar nicht einfach in gerader Linie zueinander, sondern in eine vom reinen Mittel etwas verschobene Variationsebene hinein.

In meinen Lacertenversuchen muß ich die Beantwortung dieser Frage hinsichtlich Lacerta viridis und agilis dahingestellt sein lassen; denn trotz fortgesetzter psychischer Brunstsymptome und häufiger Kopulationen blieben diese zwei Spezies steril. Der anatomische Befund erbrachte kein Anzeichen für eine Unterentwicklung der Geschlechtsdrüsen; ihr Vergleich mit denen unbeeinflußter, frisch gefangener Exemplare zeigte keinen Unterschied. Bei den übrigen, in meinen Versuchen verwendeten Lacerten (muralis und fiumana) jedoch kann selbstverständlich von Geschlechtsanomalie keine Rede sein; das beweisen die vielen gelungenen Aufzuchten einer zweiten Generation.

In den Schmetterlingsversuchen wurde zuerst von *Standfuß* die Vermutung ausgesprochen, „daß es sich bei Konvergenz der Geschlechtscharaktere nicht um stammesgeschichtliche, sondern um physiologische Vorgänge handelt, um eine Korrelation zwischen der Färbung und den Genitalorganen“. Durch das Wärmeexperiment wird nämlich bei manchen weiblichen Individuen eine Schädigung und Verkümmerung der Keim-

drüsen hervorgerufen und damit scheint die Umgestaltung des weiblichen Färbungstypus in direktem Zusammenhange zu stehen. *Frings* hat an seiner Cosmotriche folgendes bemerkt: „Drei der Falter besaßen bloß etwa $^1/_5$ ihres normalen Eierschatzes, nämlich 30—35 Stück, während ein normales, mittelgroßes Weibchen mindestens 150 besitzt. Dabei ist noch zu bemerken, daß die untersuchten Exemplare entschieden über Mittelgröße besaßen. Der vierte Falter besaß mehr, nämlich 54 Eier. Auf ihre Entwicklungsfähigkeit konnten diese Eier leider nicht geprüft werden, da die Flugzeit der Art in freier Natur längst vorüber war . . . und die experimentell behandelten Männchen sich zur Erzielung einer Copula nicht eignen. Man geht wohl nicht fehl in der Annahme, daß auch die Männchen in ganz ähnlicher Weise in ihren Genitalprodukten geschädigt waren.“ Der Autor vermutet noch, daß die Genitalprodukte bzw. das hierzu bestimmte Keimmaterial wegen der langen Puppenruhe als Reservestoff verbraucht wurden, — eine Ansicht, welcher sich jedoch meiner Meinung nach der entsprechend der Verlängerung der Puppenruhe herabgesetzte Stoffwechsel, die analoge Rückbildung der Genitalien in den Wärmeexperimenten von *Standfuß* sowie noch der Umstand entgegenstellen, daß nach den Reduktionsversuchen von *Eugen Schultz* (1906) gerade die Geschlechtszellen sich am hartnäckigsten gegen die Einschmelzung zugunsten anderer Körperzellen sträuben, der Hungerreduktion am längsten Widerstand leisten. Die Reduktion der Eierzahl allein in den *Frings*schen Falterweibchen ist also für Temperaturkastration noch nicht einwandfrei beweisend; wie *Frings* selbst zugibt, könnten ja die wenigen Eier ganz gut entwicklungsfähig gewesen sein.

Auch in den Schmetterlingsversuchen von *Kosminsky* (1911) wirkten Kälte wie Wärme stark auf die Eier und Spermatozoen: „Die extremsten Formen“ (S. 330) „entbehren fast vollständig der Geschlechtsprodukte, woher die Hoden verkleinert und die Eiröhrchen unvergleichlich kürzer sind als die normalen. In anderen Fällen waren die Geschlechtsprodukte entwickelt und offenbar normal, eine Copula fand statt, aber aus den abgelegten Eiern kam nichts heraus . . . Im ersteren Falle haben wir es mit dem Schwinden und nicht mit einer mangelhaften Entwicklung der Geschlechtsprodukte zu tun, da die Eier, wenn auch nur im Anfangsstadium, und die Mutterzellen der Spermatozoen sich in den Geschlechtsdrüsen finden — in dem Stadium, in dem die Puppen den Versuchen unterzogen werden. Die übrigen Teile der Geschlechtsorgane bleiben unverändert . . . Die Nichtentwicklung der Geschlechtsprodukte ist nicht an den Grad der Aberration der anderen Teile gebunden; oft sind bei in anderer Beziehung stark veränderten Exemplaren die Geschlechtsprodukte normal entwickelt. Die Nichtentwicklung wird hauptsächlich bei schlecht entwickelten, kleinen Faltern mit rudimentären Flügeln beobachtet.“ Dieser letzte Befund ist sehr wichtig. Er zeigt die schon an Vertebraten mehrfach gesehene Tatsache, daß angeborene Verkümmerung der Geschlechtsorgane mit anderen körperlichen Mißbildungen einhergeht, er zeigt aber deutlicher als die Vertebratenbefunde

(besonders instruktiv *Lutand,* Fehlen der rechten Mamma und abnorm kleine Mammilla bei einer Frau mit Verkürzung des rechten Oberarmes und Reduktion von 5 Fingern auf 1 Phalange), daß somatische und genitale Verbildungen einer gemeinsamen, gleichzeitigen Ursache zuzuschreiben sind.

Weiter macht der Befund, besonders wenn man ihn mit den positiven Zuchtresultaten meiner Eidechsen zusammenhält, wahrscheinlich, daß trotz aller aufgezählten Beispiele von Temperaturkastration offenbar noch genug Beispiele übrig bleiben, in denen die Konvergenz der Geschlechtscharaktere phylogenetische, nicht bloß physiologische Bedeutung besitzt — in denen fortpflanzungsfähige Tiere mit Merkmalen des heterologen Geschlechtes oder überhaupt mit modifizierten Geschlechtsmerkmalen vorlagen.

Dieser Annahme neigt sich denn schließlich *Kosminsky* (1911, S. 334) selbst zu. Die Vermutung von *Standfuß* und *Frings,* daß die von ihnen unter äußeren Einflüssen erzielten Weibchen mit männlichen Merkmalen deshalb ein solches Aussehen annehmen, weil bei ihnen die Geschlechtsdrüsen nicht voll entwickelt waren, scheint ihm hinfällig nach den Kastrations-, Transplantations- und Regenerationsversuchen von *Oudemans, Kellogg, Meisenheimer, Kopeć,* die jedes Unterfangen einer Einflußnahme auf die extragenitalen Geschlechtsmerkmale durch Vernichtung oder Austausch der essentialen Geschlechtsorgane als illusorisch aufzeigten. „Vielleicht aber beeinflußt die Kastration den Vorgang nur dann, wenn veränderte äußere Bedingungen mitwirken? Aber auch diese Vermutung ist unannehmbar, da bei meinen Versuchen viele gynandromorphe Individuen gut entwickelte Geschlechtsorgane besaßen."

Das steht nun freilich noch nicht so ganz fest. Denn immerhin ist *Kosminsky* den experimentellen Beweis für das Normalsein der Keimdrüsen seiner Falter schuldig geblieben, da sie keine Nachkommenschaft erzeugten. Kopulationen und Eiablagen allein beweisen, wie wir jetzt wissen, diesbezüglich noch nichts, und der anatomische, selbst der histologische Befund kann täuschen. Und ferner: *Meisenheimer*s und *Kopeć*' Versuche haben gar nicht in dem Grade jeden kleinsten Einfluß auf die äußeren Geschlechtsmerkmale vermissen lassen, wie gewöhnlich geglaubt wird; speziell die Flügelfärbung ist bis zu einem gewissen Grad tatsächlich im Sinne reziproken Konvergierens verändert worden. Die im Freien gefundenen wahren Zwitter, besonders die Halbseitenzwitter sprechen ebenfalls dafür, daß nicht jedwede Korrelation zwischen Geschlechtsdrüsen und sonstigen Geschlechtsunterschieden einfach zu vermissen ist; wenn diese Korrelation durch gewisse operative (*Meisenheimer* etc.) oder züchterische (*Doncaster* und *Raynor* etc.) Eingriffe durchbrochen werden kann, so heißt das noch lange nicht, daß überhaupt keine Korrelation bestand.

Trotz dieser Unstimmigkeiten bin ich der Meinung von *Kosminsky* und kann nur immer wieder auf meine im Vollbesitze ihrer Fortpflanzungsfähigkeit befindlichen Lacerta fiumana und muralis hinweisen, daß es eine

Änderung (Abschwächung, Verstärkung. Neuhervorrufung, Unterdrückung, Konvergenz, Austauschung) der extragenitalen Sexualabzeichen gibt, durch äußere Faktoren bewirkt ohne Schädigung der essentialen Geschlechtsorgane.

Äußere Beeinflussung von Geschlechtscharakteren ist schließlich auch bei mehreren Amphibien gelungen. Während die Rückenkämme, Zehen- und Labiallappen sowie die Schwanzsäume und Schwanzendfäden der Tritonen normalerweise nur bei kräftigen Tieren zum Vorschein kommen, zur eigentlichen Laichzeit aber dann eine außerordentlich üppige Entfaltung aufweisen, kann man sie doch auch außerhalb der Fortpflanzungsperiode zum Wachstum anregen, wenn man dem Wasser, worin die Tiere gehalten werden, mittelst eines Durchlüftungsapparates reichlich atmosphärische Luft oder, noch wirksamer, reinen Sauerstoff zuführt (*Kammerer* 1907 b). Auch durch sehr niedrige Temperatur des Wassers, wobei es ja bekanntlich eine reichlichere Menge Luft in Lösung behalten kann, kann dies unterstützt werden, und bei den sardinischen Gebirgsmolchen (Molge rusconii) hat *Bedriaga* (S. 738) beobachtet, daß die Männchen sofort in Begattungsstellung übergingen, wenn man plötzlich einen Strom eiskalten Wassers einfließen ließ.

Im Freileben pflegen die Molche nur die Fortpflanzungsperiode sowie eine unbestimmte Zeit vorher und nachher im Wasser zu verbringen. Nach Erledigung des Eierlege- und Befruchtungsgeschäftes verlassen sie das Wasser und führen den Sommer und Herbst über an feuchten Orten das Leben eines Erdsalamanders. Es fällt also die Zeit, in welcher die Nuptialattribute, wie Kämme, Flossensäume u. dgl. ausgebildet sind, ungefähr zusammen mit der Zeit des Wasseraufenthaltes. Im Gefangenleben bringt dieser Aufenthaltswechsel mancherlei Unbequemes mit sich — unter anderem sind die Tiere in Landtracht schwerer zu füttern als in Wassertracht —, weshalb diejenigen Forscher und Amateure, welche Molche zu Beobachtungszwecken gefangen hielten, bald dazu übergegangen sind, die Tiere zu zwingen, jahraus jahrein im Wasser zu bleiben. Die meisten Exemplare gewöhnen sich ganz gut an diesen Wegfall ihrer Trockenheitsperiode, und auch in freier Natur kommt dauernder Wasseraufenthalt vor, wenn die Umgebung eines Tümpels allzu dürr oder seine Ufer allzu steil sind. Wie nun *Wolterstorff* (1902, S. 589) zuerst an gefangenen, *Méhely* (S. 296, 297) an freilebenden Molchen gefunden hat, bewirkt das dauernde Wasserleben, daß die flossen- und saumförmigen Hautanhänge über die Zeit der Fortpflanzung hinaus persistieren. *Méhely* ist so weit gegangen, aus dieser Erscheinung den Schluß zu ziehen, daß sie eigentlich nicht, wie wir bis jetzt glaubten, ein Attribut des Hochzeitskleides, sondern ein unentbehrliches Organ des Wasserlebens darstellen. Dies ist nun zwar wohl etwas zu weit gegangen, denn wir wissen ja jetzt zur Genüge, daß Evolution und Involution der Anhänge vom inneren Sekret der Keimdrüse abhängig sind. Auch bliebe unverständlich, warum gerade die ♂ um so vieles größere, differenziertere Anhänge haben sollten. Bleibt aber die

Involution, die Rückbildung, aus, weil die Anhänge als akzessorische. gleichgewichtserhaltende Hilfsmittel beim Schwimmen funktionieren, so wirft diese Entdeckung ein helles Licht auf ihre ursprüngliche Entstehung. Ursprünglich traf das gewiß zu, was *Méhely* in jenen Organen noch heute sehen will: es waren beiden Geschlechtern gemeinsame, bei beiden gleichmäßig und wahrscheinlich etwas schwächer und einfacher als bei den heutigen ♂ ausgebildete Schwebeorgane für das Wasserleben, wie ja jetzt noch alle dauernd aquatil lebenden Schwanzlurche, z. B. Grottenolm, Furchenmolch, Riesensalamander, Axolotl und alle Larvenformen der Schwanzlurche, auch wenn sie später ans Land gehen, über Flossensäume verfügen, ohne Unterschied des Geschlechtes. Später haben sie dann beim Männchen größere Dimensionen und Differenzierungen angenommen, beim Weibchen blieben sie, wie sie waren. Die beim Männchen entstandenen Zacken und Zähne haben ja auch keinen Zweck mehr fürs Schwimmen: es sind Äußerungen der größeren vitalen Energie, des intensiveren Stoffwechsels beim Männchen. Dafür sprechen meine vorhin zitierten Versuche, in denen es gelang, ihr Wachstum durch Sauerstoffmedium zu beschleunigen bzw. außerhalb der zuständigen Zeit hervorzurufen, denn die Gegenwart von vielem Sauerstoff muß die vitalen Oxydationsprozesse erhöhen.

Dafür spricht noch eine weitere Erscheinung, die ich übrigens auch bei Flußbarschen, also Fischen, beobachtete (*Kammerer* 1907 c, S. 517 unten). Werden Molche oder Barsche verletzt, amputiert man ihnen beispielsweise Beine, bzw. Flossen, so werden sie früher paarungslustig als ihre nicht verletzten Artgenossen, die mit ihnen unter sonst gleichen Bedingungen gehalten werden. Lange konnte ich mir diese Erscheinung nicht erklären. Sie erschien mir nur teleologisch plausibel, indem kranke Tiere öfter eine besondere starke Neigung verraten, gleichsam noch rasch vor ihrem Lebensende zur Erhaltung der Art beizutragen. Das war keine naturwissenschaftliche Erklärung. Jetzt aber besitze ich den Schlüssel dazu: die Operation bewirkt, daß alsbald ein stärkerer, ernährender Blutstrom zur Amputationsstelle geht, um dort den Defekt auszuheilen, die Gewebe zu erhöhter Zellteilung und damit zur Regeneration zu veranlassen. Der ganze Stoffkreislauf des Körpers erfährt dadurch eine Richtungsänderung und Energieerhöhung. Es werden auch andere Teile davon profitieren, und zu ihnen gehören anscheinend regelmäßig die diesbezüglich besonders empfindlichen Brunftorgane.

Schon bei früherer Gelegenheit wurde von den Brunftschwielen gesprochen, welche die männlichen Froschlurche an den inneren Fingern ihrer Vorderbeine bekommen, sobald die Begattungsperiode herannaht. Eine europäische Krötenart aber, die Geburtshelferkröte (Alytes obstetricans), bekommt keine Brunftschwiele. Da sie die einzige ist, welche sich auf dem Lande begattet, während alle übrigen im Wasser kopulieren, wobei der Rumpf glatt und schleimig wird, liegt es nahe, anzunehmen, die Brunftschwiele sei eine funktionelle Anpassung an das schwierigere

Festhalten des Weibchens in dem schlüpfrigen Element, dem Wasser. Von anderen Problemen ausgehend, habe ich (*Kammerer* 1909) von der Geburtshelferkröte künstlich eine Rasse erzeugt, bei welcher die Kopulation ganz wie bei den übrigen europäischen Froschlurchen ebenfalls im Wasser vonstatten geht. In der Ururenkelgeneration bekamen die Männchen eine rauhe, schwarz verfärbte Schwiele an ihren Daumen bzw. richtiger Zeigefingern, nachdem schon die Urenkelgeneration an der nämlichen Stelle etwas rauh, aber noch nicht dunkel gefärbt gewesen war. Damit dürfte wohl der Beweis für die soeben vorgebrachte Annahme geliefert sein. Vergleichen wir mit dieser unter unseren Augen zustande gekommenen Entstehung eines Geschlechtsmerkmales, welches vorher gar nicht vorhanden gewesen war, die Abhängigkeit, welche heutzutage gerade die Brunftschwiele der Frösche mit dem Vorhandensein normal sezernierender Gonaden verknüpft, so dürfte sich das ganze Problem der Sexualitätsmerkmale ziemlich sicher seiner endgültigen Beantwortung zuneigen, und zwar in dem schon mehrfach vermutungsweise erschlossenen und angedeuteten Sinne.

Hirth hat funktionelle Anpassung als Entstehungs- und Fortbildungsursache für ein weiteres, und zwar ein genitales subsidiäres Geschlechtsmerkmal wahrscheinlich gemacht: für die Brustdrüse der Säugetiere.

Eine allbekannte Tatsache, die durch *Marshall* (1910, Kap. I, II und später S. 235 und 599) ziemlich ausführlich diskutiert wird, ist es ferner, daß die Brunft, speziell auch die Läufigkeit des Säugetierweibchens durch „üppige“, „hitzige“, „geile“ Nahrung beschleunigt und erhöht werden kann. Die Zufuhr von Nahrung, welche das bewirkt, muß sich innerhalb gewisser Grenzen bewegen, da, wie wir gleichfalls schon gesehen haben, sowohl übermäßiger Fettansatz als auch starke Abmagerung (gemäß der von uns wiederholt herangezogenen Regel gleicher Wirksamkeit entgegengesetzter Extreme desselben Faktors) Verspätung, Hemmung oder Unterdrückung der Brunft und kastratenähnliche Merkmale am Körper bewirken. Entspricht die Nahrungszufuhr in Qualität und Quantität dieser Bedingung, so wird, *Marshalls* Annahme zufolge, ein allgemeines Anwachsen des Stoffwechsels in den Keimdrüsen zuwege gebracht, das daher ein rascheres Wachstum und beschleunigte Reifung der Follikel (*Marshall* spricht hier nur vom Ovarium — man könnte seine Ansicht natürlich auch auf den Hoden, und dann wahrscheinlich auf dessen interstitielle Substanz ausdehnen), in weiterer Folge davon stärkere innere Sekretion und unmittelbar anschließend die jetzt auftauchenden, vorzeitigen oder gesteigerten Symptome des Geschlechtstriebes nach sich zieht.

Dergleichen Wirkungen können aber nicht nur von „hitziger“ Nahrung, sondern auch von der „Hitze“ selbst, einfach von erhöhter Temperatur hervorgerufen werden. Hierfür sind Versuche von *Tower* (1906) am Kolorado-Kartoffelkäfer (Leptinotarsa decemlineata) beweisend: bei Hitze und Trockenheit entfiel der Winterschlaf und es reihten sich in einem Jahre 5 Generationen, statt bloß 1—2, aneinander. Dieser Turnus von 5 Generationen blieb auch bestehen, als die Nachkommen unter normale Ver-

hältnisse rückversetzt wurden, und beweist somit die Erblichkeit eines durch äußere Faktoren induzierten Geschlechtsmerkmales, hier eines Funktionsmerkmales der Keimdrüsen beim Weibchen.

Schroeder (1903 b) ernährte Larven des kleinen Weidenblattkäfers (Phratora vitellinae), welche gewöhnlich Blätter einer glatten Weidenart (Salix fragilis) fressen, mit einer Weidenart, deren Blätter filzig behaart sind (Salix viminalis nahestehend); hatten die Nachkommen beide Weidenarten zur Verfügung, so befestigten die fertigen Käferweibchen in einer mit den Generationen zunehmenden Zahl ihre Eier schon von selbst auf der neu angewöhnten, rauhblätterigen Futterpflanze. Hiermit einigermaßen analog sind meine eigenen Versuche (*Kammerer* 1907 a und 1909), wo es mir bei Salamandra atra und maculosa gelang, durch Variierung des Faktors „Feuchtigkeit" die beiden stark verschiedenen Fortpflanzungsformen vollständig und erblich ineinander überzuführen, weiter bei Alytes obstetricans, durch Variierung des Faktors „Temperatur" eine Rasse ohne Brutpflege zu gewinnen, die sich, mit der ursprünglichen, im männlichen Geschlechte brutpflegenden Rasse rückgekreuzt, sogar nach der *Mendel*schen Regel abspaltete. Schließlich (1911 a) bei Proteus und der Bergeidechse (Lacerta vivipara Jacq.), ebenfalls durch Temperaturerhöhung, ein (bei der Eidechse auch schon als erblich erwiesenes) Übergehen von Viviparie zur Oviparie, bei der Wieseneidechse (Lacerta serpa Raf.) ein erbliches Übergehen vom Ablegen weichschaliger zum Ablegen hart-kalkschaliger Eier zu erzwingen.

An solchen Veränderungen des Fortpflanzungsmodus, Lebendgebären statt Eierlegen oder umgekehrt, erhöhte oder herabgesetzte Fruchtbarkeit in Verbindung mit Differenzierungsabnahme oder -Zunahme der neugeborenen Stadien und des Brutpflegeinstinktes, Variierung der Fortpflanzungsperioden nach Termin und jährlicher Anzahl usw., läßt sich die Identität von Geschlechts- und Speziesmerkmalen am leichtesten demonstrieren. Die Eigenschaft des Weibchens von Salamandra maculosa, bis zu 70 kiementragende, kleine Larven zu gebären, wird gewöhnlich als Artmerkmal der Spezies Salamandra maculosa aufgefaßt; sie ist aber zugleich Geschlechtsmerkmal, funktionelles Merkmal des essentialen Geschlechtsorgans hinsichtlich Zahl der bei einer Ovulation losgelösten Eier, funktionelles Merkmal des Uterus hinsichtlich des Stadiums, auf welchem die Frucht nach außen befördert wird. Ändert man diesen Gebärmodus, zwingt man das Salamanderweibchen, wie ich dies (1907 a) getan habe, durch Entzug des Wasserbeckens, die Larven so lange im Uterus zurückzuhalten, bis sie durch Lungen atmen können, wobei von einer Trächtigkeitsperiode zur anderen immer weniger von diesen vollkommeneren Früchten zur Ausbildung gelangen — und kreuzt man nun ein derart abgeändertes Weibchen mit einem normal gebliebenen Männchen, so wird zwar dieses seinen erblichen Einfluß geltend machen: es kommen nunmehr Larven intermediären Stadiums zur Welt; aber das spricht durchaus nicht etwa dagegen, daß wir es mit einem Geschlechtsmerkmal, durchaus nicht dafür, daß wir es mit einem reinen Speziesmerkmal ohne sexuelle Beziehung

zu tun haben; denn daß Geschlechtsmerkmale des Weibchens auch vom Männchen auf die Nachkommen übertragen werden können und umgekehrt, ist ja eine ganz allgemeine, im Verlaufe unserer Darstellung oft genug begegnete und betonte Erscheinung.

Beeinflussung von Geschlechtscharakteren durch äußere Faktoren ist noch in den Erscheinungen der Neotenie und Progenese gegeben. Erstere bedeutet ein Stehenbleiben des ganzen Organismus oder einzelner Teile davon auf embryonaler, larvaler oder infantiler Stufe, während das allgemeine Wachstum weiterschreitet und die Geschlechtsorgane normal funktionieren können, nur ihre Reife tritt anscheinend verspätet ein (*Kammerer* 1909). Die Neotenie ist daher ungefähr identisch mit dem „Infantilismus“ der Mediziner. Hinwiederum die von den Ärzten „Pubertas praecox“ genannte Erscheinung ist der Progenese verwandt, bei der die Reifung der Geschlechtsprodukte so sehr beschleunigt ist, daß sie den übrigen Organismus noch immer im larvalen oder infantilen Stadium antreffen — nebenbei ein hübsches Beispiel von fakultativer Unabhängigkeit zwischen inneren und äußeren Geschlechtsorganen des betreffenden Organismus. In beiden Fällen resultiert schließlich eine geschlechtsreife Form mit den äußeren Zeichen der Jugendlichkeit, so daß die beiden Phänomene praktisch oft schwer zu unterscheiden sind, trotzdem sie auf entgegengesetzte Weise zustande kommen. Im allgemeinen läßt sich (*Kammerer* 1910 b, dort auch die übrige Literatur) sowohl für das Tier- wie für das Pflanzenreich, wo beide Erscheinungen in individueller (akzidenteller) und genereller (habitueller) Ausbildung weit verbreitet sind, folgende Regel ableiten: „Jene Faktoren, welche dem vegetativ körperlichen Wachstum günstig sind, ziehen ein Beibehalten der Jugendformen nach sich; diejenigen Faktoren hingegen, welche das vegetative Wachstum hemmen, lösen eine Frühreife der sexuellen Fähigkeiten aus. Die gewöhnliche Kombination günstiger und ungünstiger Faktoren ergibt dann, wenn wir ein solches überhaupt abstrahieren wollen, das „normale“ Zusammentreffen eines mehr oder weniger bestimmten Stadiums körperlicher Entwicklung mit der Geschlechtsreife.“

Unter den Faktoren, die das vegetative Wachstum in gewisser Hinsicht, nämlich was Bewegungsgeschwindigkeit der zu Ausgleichsreaktionen herangezogenen Stoffe anbelangt, befördern, gehören auch Verletzungen. Die daraufhin einsetzenden Regulationsprozesse, ganz gleich, ob sie zur Restitution wirklich führen oder nicht, bedeuten ja nichts anderes als eine Beschleunigung des natürlichen Wachstums an der Wundstelle. Und wiederum unter diesen Verletzungen befindet sich auch die operative Ausschaltung der Keimdrüsen, die traumatische Kastration. Ich habe schon in der eben zitierten Arbeit (1910 b, S. 426) auf die frappante Ähnlichkeit verwiesen, die zwischen Neotenie und gewissen Kastrationsfolgen (z. B. Offenbleiben der Epiphysenfugen, geringe Lordose des Rückgrates, kindliche Bildung des Kehlkopfes, der Uteri, der männlichen Schambehaarung etc. etc.) besteht. Halten wir dies zusammen einerseits mit der Tatsache, daß das Ova-

rium vielfach einen schwächeren protektiven Einfluß auf extragenitale Sexualcharaktere ausübt als der Hoden, daß also das Weibchen, ganz grob ausgedrückt, gewissermaßen in vieler Beziehung dem partiell kastrierten Männchen gleichzusetzen ist, andrerseits mit der Tatsache, daß strenge genommen die meisten Tierweibchen unter die Erscheinung der habituellen Neotenie subsumiert werden müssen, so ergibt sich die innere Zugehörigkeit der Neotenie und Progenese und ihr Wert für das Verständnis der Sexualentwicklung, für das Erkennen ihres innersten Zusammenhanges mit der gesamten Stammesentwicklung noch deutlicher.

Kurze Zusammenfassung der Resultate über Beeinflussung oder Hervorrufung von Geschlechtsunterschieden durch äußere Faktoren.

1. Unter der Einwirkung verschiedener äußerer Faktoren (meist Temperatur, Fütterung) nähert sich das Weibchen hinsichtlich seiner Merkmale denen des Männchens oder umgekehrt das Männchen den Merkmalen des Weibchens.

2. Bisweilen geht diese Konvergenz von beiden Geschlechtern gleichzeitig aus: Männchen und Weibchen begegnen einander ungefähr auf halbem Wege oder überschreiten sogar die Mitte des Weges, in welchem Falle es zu einem Austausch der Geschlechtsmerkmale kommt. Bei so beeinflußten Tieren sind aber oft unterentwickelte Gonaden oder gar keine mehr, da sie infolge der starken physikalischen Einwirkung geschwunden waren, gefunden worden; dann sind die Veränderungen natürlich nur indirekt dem äußeren Faktor, direkt der durch ihn bewirkten partiellen oder totalen Kastration zu danken.

3. Viel häufiger sind Fälle, wo nur das Weibchen allein dem Männchen ähnlich wird, ihm in der Ausbildung eines Prachtkleides u. dgl. folgt. Dies geschieht gewöhnlich unter äußeren Bedingungen, die den sonst schwächeren Stoffwechsel des Weibchens auf die energischere Stufe des Männchens emporheben. Das Mitwirken von Gonadendegeneration darf hier als ausgeschlossen gelten, denn es liegen von solchen männchengleichen Weibchen Nachkommen vor.

4. Die weiblichen Nachkommen der männchengleichen Mütter sind abermals männchenähnlich. Die erworbene Konvergenz des Geschlechtscharakters ist also erblich. Die Kreuzung der künstlich veränderten mit der normalen Rasse zeigt ein gesetzmäßiges Walten der alternativen Vererbung (z. B Rot mit Rot gibt nur Rot, Weiß mit Weiß neben Weiß auch Rot — Rot also offenbar hier rezessiv, Weiß dominant im Sinne der *Mendel*schen Prävalenzregel).

5. Dadurch, daß diejenigen Individuen eines bestimmten Geschlechtes, welche einem abändernden Faktor unterworfen wurden, sich modifizierten, ist ein Dimorphismus innerhalb des betreffenden Geschlechtes entstanden: die eine Form desselben ist fortan dem jeweils entgegengesetzten Geschlecht ähnlich oder gleich, die andere von ihm verschieden. In derselben Weise

sind die sexuell begrenzten Polymorphismen, verbunden mit weitgehender Ähnlichkeit der zurückgebliebensten Weibchenformen mit ebensolchen Weibchen verwandter Arten (z. B. die mehrformigen Tagfalterweibchen bei Vorhandensein einer einzigen Männchenform) entstanden zu denken: durch etappenweises Einholen des phyletisch vorausgeeilten Männchens — nicht durch Mimikry.

6. Kann man hier überall mehr von einer Aufhebung der Geschlechtsunterschiede oder doch einer Tendenz zur Ausgleichung sprechen, so liegen andere Beispiele vor, wo ein vorher noch gar nicht vorhandener Geschlechtsunterschied durch Milieu- und Funktionswirkung neu hervorgerufen und nachher erblich fixiert wurde: Kopulation im Wasser (statt auf dem Festland) bewirkt Ausbildung rauher Brunftschwielen, die das Festhalten des Weibchens erleichtern, am Innenfinger der männlichen Geburtshelferkröte.

7. Brunftcharaktere, deren Ausbildung sonst auf eine kurze Zeit im Jahr beschränkt ist, können in Permanenz treten, wenn sie ihrem Träger irgend einen besonderen Funktionsdienst leisten (Flossensäume der Tritonen als Hilfsmittel beim Schwimmen). In zwei Fällen ist es besonders wahrscheinlich, daß starkes Funktionieren (Üben) von Körperteilen, an denen ein Geschlechtscharakter zu Hause ist, diesem zu kräftigerer Ausbildung verhelfen (Daumendrüse der männlichen Froschlurche, Brustdrüse der weiblichen Säugetiere).

8. Morphologische, funktionelle, psychische Erscheinungen der Brunft können durch geeignete Stoffwechselsteigerung (Temperaturreize, hitzige Nahrung, Sauerstoff, Richtungsänderung der zirkulierenden Ernährungsflüssigkeiten durch Verstümmelungen) außerhalb der Brunftperiode hervorgerufen, zumindest ihr Eintritt beschleunigt werden.

9. Wo immer ein Faktor in seinem positiven wie in seinem negativen Extrem an demselben Organismus ausgeprobt ist, scheint es, als ob beide Extreme von ähnlichen Effekten begleitet werden: Hitze wirkt analog wie Kälte, Mast analog wie Aushungerung usw.

10. Die Reaktionsweise der Geschlechtscharaktere gegenüber äußeren Faktoren und das erbliche Verhalten der unter ihrem Einflusse zustande gekommenen Veränderungen gleicht vollständig der Modifikabilität sexuell indifferenter Merkmale, wodurch die Beweiskette zugunsten identischen Ursprunges von Geschlechts- und sonstigen Merkmalen, bzw. der Entstehung von Geschlechts- aus Spezies- und Varietätenmerkmalen, geschlossen erscheint.

IX. Allgemeine Zusammenfassung und Schlußfolgerung.

Die Ansicht, daß die Geschlechtsunterschiede nichts anderes sind, als Art- und Rassencharaktere, die in ihrem Vorkommen auf ein bestimmtes Geschlecht beschränkt werden, findet der Leser in vorliegender Abhandlung keineswegs zum allerersten Male ausgesprochen. Es ist dabei gleichgültig, ob schon bestehende, der entscheidenden Generation bereits angeborene Spezies- oder Varietätenmerkmale sich sexuell beschränkt haben



oder ob dies mit soeben erst neu hinzugekommenen Eigenschaften sogleich geschah.

Einer der ersten, die eine derartige Anschauung aussprachen, wird wohl *Kennel* gewesen sein: „Normalerweise sind Männchen und Weibchen in äußeren Charakteren, die nicht direkt mit dem Fortpflanzungsgeschäft in Beziehung stehen, einander gleich. Bei Variationen im ganzen, bei Um- und Ausbildung von einzelnen Teilen gehen meistens beide Geschlechter parallel, sei es, daß die Abänderungen durch Ursachen bewirkt werden, die auf beide Geschlechter in gleicher Weise und Richtung wirken, sei es durch erbliche Übertragung der anfangs nur in einem Geschlechte aufgetretenen Umformungen . . . Es können Umstände eintreten, wo zugunsten der Erhaltung normaler Fortpflanzungsfähigkeit oder einer Steigerung derselben äußere Organe regressiv oder degenerativ umgebildet werden. Das wird der Natur der Sache nach gewöhnlich das weibliche Geschlecht treffen, da für dessen Fortpflanzungstätigkeit sowohl größere Substanzmengen als auch kompliziertere Stoffarten nötig sind. Dadurch entsteht individuell bedingter Sexualdimorphismus . . . Endlich wird die Abänderung habituell und von den Ursachen unabhängig, und durch Erbschaft auf die Nachkommen auch des anderen (männlichen) Geschlechts übertragbar. Betrifft es Abänderungen, welche bei Vererbung auf das andere (männliche) Geschlecht dessen Begattungstätigkeit nicht hindern, so kann dieses durch erbliche Übertragung dieselben Abänderungen übernehmen und es tritt wieder sekundär Ähnlichkeit und Gleichheit der Geschlechter ein . . . Bei habituell gewordenem sexuellen Dimorphismus verlieren aber die Geschlechter allmählich oder ziemlich schnell die Fähigkeit, ihre sekundären Sexualmerkmale miteinander zu mischen, da die Ausbildung der Fortpflanzungsorgane einerseits die Eigentümlichkeiten des betreffenden Geschlechts zur notwendigen Folge hat, andrerseits die Entwicklung der erblich übertragenen Eigenschaften des entgegengesetzten hindert. Bei gelegentlichem Rudimentärwerden der Sexualorgane schwinden diese Hindernisse, und es können dann auch Eigenschaften des anderen Geschlechts zur Ausbildung gelangen.“

Viel entschiedener noch spricht sich *Tandler* (1910, äußere Erscheinung) aus: „Alle sekundären Geschlechtscharaktere waren wohl zunächst Speziescharaktere, also Eigenschaften, welche für eine bestimmte Spezies, ja vielfach für eine Ordnung der Vertebraten charakteristisch waren, ohne daß sie primär mit der Genitalsphäre in Zusammenhang standen. . . . So ist beispielsweise die Mamma zweifellos hervorgegangen aus einem Schweißdrüsenagglomerat. . . . Erst später hat sich diese Schweißdrüse in den Dienst einer anderen Funktion gestellt und ist so unter den Einfluß des Genitales geraten. Es kann uns daher nicht wundernehmen, wenn männliches und weibliches Säugetier eine Mamma besitzen.“ *Tandler* erörtert dies weiters vom Geweih der Cerviden; auch dieses sei ursprünglich ein beiden Geschlechtern gemeinsamer, von der Keimdrüse unabhängiger Speziescharakter gewesen, und da solches heute noch beim Ren- und Elentier

zutreffe, seien sie entgegen der herrschenden Anschauung nicht als phyletisch jüngste, sondern älteste Repräsentanten der gegenwärtigen Hirschfauna zu betrachten. Nach *Rörig* wären allerdings die Geweihe von Anbeginn nur seitens des Männchens erworbene Charaktere, „nachdem die ursprüngliche Waffe ihrer Vorfahren, starke und hervorragende Eckzähne im Oberkiefer, sich als unzureichend erwiesen hatte und (bei den Brunstkämpfen) das Stoßen Stirn gegen Stirn sich herausgebildet hatte"; *Gadow* glaubt zwar wegen ihrer weichen Beschaffenheit nicht, daß die Geweihe ursprünglich als Waffen erworben wurden, schließt sich aber *Rörig* bezüglich der Ansicht an, daß sie gleich anfangs männliches Eigentum waren. So betrachtet er die Hörner als Endglied eines längeren Entwicklungsprozesses von den Geweihen aus, wo es sich um erbliche Übertragung eines ursprünglichen Sexualcharakters auf das andere Geschlecht gehandelt habe. Wir können heute wohl nicht mehr exakt entscheiden, welcher Anschauung in diesem speziellen Falle der Vorzug gebühre; beide ändern aber nichts an unserer Grundanschauung, daß die Geschlechtsunterschiede unabhängig von den Keimdrüsen oder irgendwelchen anderen inneren Sekretionsorganen genau so wie Speziesunterschiede erworben worden und entstanden sind. Die Anschauung, daß somit eine Eigenschaft auch dann prinzipiell ein Speziesmerkmal sei, wenn es zuallererst sofort ins Eigentum eines bestimmten Geschlechts überging, bedeutet lediglich eine kleine Erweiterung der Ansicht von *Tandler*, wonach ein später sexuell beschränkter Speziescharakter zuerst immer Gemeingut beider Geschlechter gewesen sein müsse. Die sofortige Beschränkung auf ein Geschlecht bedeutet nur eine Verkürzung des Weges, nicht aber eine Wesensverschiedenheit zwischen Spezies- und Geschlechtsmerkmalen. Um es mit einem Wort zu sagen, die Geschlechtsmerkmale sind nur eine bestimmte Gruppe von Speziesmerkmalen, alle Geschlechtsmerkmale sind zugleich Speziesmerkmale, ein Satz, der sich mit Rücksicht auf das besonders von *Möbius* so glücklich verteidigte Somageschlecht, im Hinblick auf die sexuelle Differenzierung aller Organe und Gewebe, nicht bloß derjenigen, die wir Geschlechtscharaktere nennen, nicht bloß solcher, wo wir einen Geschlechtsunterschied sehen, vielleicht sogar umkehren läßt: alle Speziesmerkmale sind zugleich Geschlechtsmerkmale. Aber besondere Sexualcharaktere, die aus der Gesamtheit der übrigen Merkmale eines Organismus völlig herausfallen, die etwas Autonomes, dem übrigen Artcharakter prinzipiell Gegenüberstellbares bedeuten, gibt es gewiß nicht. Prinzipiell verschieden ist daher *Kennel*s, *Tandler*s, *Rörig*s, *Gadow*s und meine Ansicht nur von derjenigen, welche die Entstehung der Geschlechtscharaktere inklusive ihrer allerersten Anlage irgend einem dem Körper oder gar einem bestimmten Körperteil, wie der Keimdrüse, inhärenten Einfluß zuweisen, sei es nun einem inneren Sekret, einem nervös-morphogenen Reiz oder einem anderen ausschließlich und ganz primär nur von innen heraus arbeitenden Faktor. Und ich will gleich hier bemerken, daß ich die *Tandler*sche Hypothese auch noch dahingehend erweitern möchte, daß ich die genetische Iden-

tität mit Spezies-, bzw. Gruppencharakteren von den „sekundären", die *Tandler* im Auge hat, auch auf die „primären" Geschlechtsunterschiede erstrecke, auf die essentialen und genitalen subsidiären unseres Sprachgebrauches. Ihre weite Verbreitung, ihre homologe Bildung durch große Gruppen der Organismenreiche hindurch darf dafür keinen Einwand abgeben: wundert sich doch auch niemand, wenn Wirbelsäule, Darm, Spaltöffnungen, Blattnerven u. dgl. ganzen Typen gemeinsam sind.

In der Reihe derjenigen, welche gemeinsamen Ursprung und Charakter der sexuellen und spezifischen Eigenschaften annehmen, erscheint neuerdings *Kosminsky* (1911, S. 335): „Wir sehen bei den Schmetterlingen keine besonderen Unterschiede zwischen den sekundären Geschlechtsmerkmalen und den Artmerkmalen. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist auch ihr Ursprung der gleiche. Die obenerwähnten Kastrationsversuche lassen jeden Zusammenhang zwischen diesen Merkmalen und den Geschlechtsorganen ablehnen, und die Versuche mit Temperatureinwirkungen bewiesen, daß wir Merkmale des anderen Geschlechts erlangen können, indem wir auf das betreffende Individuum so einwirken, wie wir es zur Erlangung von Merkmalen anderer Art tun."

Tandler verwertet seine Ansicht auch dazu, um eine bisexuelle oder (was vielfach damit verwechselt, von *Tandler* und *Steinach* 1912 wohl unterschieden wird) sexuell indifferente Anlage des Organismus in Abrede zu stellen. Mit *Lenhossék* und anderen steht *Tandler* auf dem Standpunkt, daß das Geschlecht ab ovo bestimmt ist — ein Standpunkt, den wir, wie oft betont, im Sinne einer monosexuellen Geschlechtstendenz aller getrenntgeschlechtlicher Organismen, und zwar auch a spermio, also allgemein a germine, ebenfalls vertreten. Aber damit fällt, wie besonders S. 14, 15 auseinandergesetzt, nicht die Voraussetzung einer hermaphroditischen Anlage und Entwicklungszeit. Der Hermaphroditismus verus ist für *Tandler* eine „Mißbildung", „deren Zustandekommen wir wohl in die allererste Zeit der Entwicklung verlegen müssen, über deren Mechanismus wir aber vorläufig völlig im Unklaren sind", während sie sich bei Annahme einer hermaphroditischen Anlage mit getrenntgeschlechtlicher Entwicklungs*tendenz* der Erklärung als zugänglich erweist. Das Bestehenbleiben von Resten des Ductus Mülleri beim Mann, des Ductus Wolffi beim Weib bedeutet für *Tandler* nicht das Residuum einer bisexuellen Anlage, sondern nur ein Zeugnis für deren hohe phylogenetische Bedeutung. „Der Ductus Wolffi ist ursprünglich Exkretionsgang, der zunächst als Vornierengang, dann als Urnierengang funktioniert und aus sich schließlich den Nachnierengang hervorgehen läßt." „Der *Müller*sche Gang wird durch den Funktionswechsel des *Wolff*schen Ganges beim männlichen Individuum für dieses überflüssig und verfällt der Rückbildung, währenddem er beim weiblichen Geschlecht als Genitalgang persistiert." „Wundert sich doch niemand darüber, daß auch bei den Mammaliern immer wieder Kiemenbogen in der Ontogenese erscheinen." Und gerade an der Stelle seines Vortrages, wo *Tandler* darauf zu sprechen kommt, daß auch das Erscheinen der sogenannten sekundären Geschlechts-

charaktere beim heterologen Geschlecht im Hermaphroditismus secundarius vielfach als Belege für Bisexualität verwendet wurden, setzt seine Argumentation zugunsten ihrer genetischen Identität mit Speziescharakteren ein. Erweitert man diese Identität, wie ich es tue und wie, nebenbei bemerkt, in den von *Tandler* herangezogenen Beispielen schon die Eigenschaft des Ductus Mülleri als ursprünglich beiden Geschlechtern gemeinsamer, erst spät vom Männchen infolge Funktionswechsel des Ductus Wolffi vom Exkretions- zum Genitalgang verlassener Ausführungskanal der Geschlechtsprodukte sehr stark andeutet — erweitert man also die Identität zwischen Geschlechts- und Gruppenmerkmalen auf alle (nicht bloß die „sekundären") Geschlechtsunterschiede, so verliert der ganze Streit über bi- oder monosexuelle Anlage seinen Boden und es zeigt sich, daß beide Lager recht behalten, sowohl die Anhänger der *Waldeyer*schen Bisexualitätslehre wie ihre Gegner, gerade *Tandler* am allermeisten inbegriffen.

Gewiß hat die Persistenz des *Müller*schen Ganges beim Männchen, des *Wolff*schen Ganges beim Weibchen etc. etc. „nur" phylogenetische Bedeutung, aber lediglich deshalb, weil die ganze Sexualentwicklung ein phylogenetisches Phänomen ist. Unter gewissen Umständen können Hirschkühe Geweihe, Hennen Sichelfedern, männliche Krabben Abdominalfüße zur weiblichen Brutpflege bekommen, weil das Speziescharaktere sind, die ursprünglich beiden Geschlechtern gemeinsam waren oder doch vom Männchen auf das Weibchen und umgekehrt vererbt werden; ganz ebenso verbleiben den Männchen Rudimente des weiblichen Genitale und vice versa, weil die Genitalien reziprock vererbbare Gruppencharaktere sind. Es besteht eben die *Semon*sche Ansicht zu Recht, daß jedes Individuum sich im Besitze des gesamten Erfahrungsschatzes seines eigenen Erlebens wie seiner Vorfahrenreihe befindet. Die hermaphroditische Anlage ist nur dann etwas Befremdendes, wenn wir in unserer Anschauung, die Geschlechtsmerkmale seien Spezies- und Gruppencharaktere, bei den extragenitalen Sexualcharakteren Halt machen und für die genitalen und essentialen nach einem anderen Erklärungsprinzip suchen.

Ich glaube, man wird auch hier kein neues Erklärungsprinzip nötig haben, ja sogar, es ist gar keines vorhanden. Gegenüber den äußeren Geschlechtsmerkmalen besteht nur der Unterschied, daß diese aller Wahrscheinlichkeit nach vorwiegend der Beeinflussung durch direkte Anpassung unterliegen: rein passiv, unter dem unmittelbaren physikalisch-chemischen Einflusse der äußeren Faktoren kommen sie zustande und verändern sie sich — ebenso passiv, wie beispielsweise unsere Haut sich bräunt, wenn wir lange genug starker Sonnenstrahlung ausgesetzt waren. Zur Gestaltung der inneren Geschlechtsmerkmale dürfte hinwiederum vorwiegend (nicht ausschließlich) die funktionelle Anpassung beigetragen haben, die Selbstgestaltung des Zweckmäßigen, welche zwar ebenfalls unter dem Einflusse der äußeren Lebensbedingungen steht, diesen Einfluß aber aktiv, durch Vermittlung der physiologischen Bedürfnisse und der durch sie ausgelösten funktionellen Reflexe verwertet, — ebenso aktiv, wie beispielsweise

unsere Muskeln sich stählen, wenn wir sie lange genug mit einer bestimmten Übung beschäftigt haben.

Nur insoferne sind wir auf dem Gebiete der funktionellen Anpassung im Rückstande gegenüber dem Gebiete der direkten Anpassung, daher auch im Rückstande bei Erklärung des Ursprungs der Gonaden und Genitalien gegenüber derjenigen der extragenitalen Sexualattribute, als wir dort noch viel weniger über die Vererbung der Anpassungsresultate wissen als hier. Daß die direkten Veränderungen sich vererben können, wissen wir heute schon aus einer stattlichen Anzahl von experimentell geprüften Beispielen, wir haben **direkte** Beweise dafür (womit ich über den Vererbungsmechanismus, ob somatische oder Parallel-Induktion, ob „Transmission-" oder „Genotype-Conception" gar nichts präjudizieren will); daß auch die Ergebnisse von besonderem Gebrauch und Nichtgebrauch der Organe sich vererben, wird dem unbefangenen Beobachter zwar aus einer nicht minder großen Zahl von einfachen Beobachtungen und Vergleichen sehr wahrscheinlich, hat aber bisher der experimentellen Erhärtung widerstanden. Es gibt dafür Wahrscheinlichkeitsbeweise, indirekte Beweise, aber keine direkten Beweise, exakte Beweise, wie sie die moderne Biologie fordert.

Jedenfalls ist hiermit doch das besondere Problem: „**Wie entstehen die Geschlechtsunterschiede?**" — endgültig zurückgeführt auf das allgemeine Problem: „**Wie entstehen überhaupt die Merkmale der Lebewesen?**" Es ist den Sexualitätsforschern dadurch die Möglichkeit gegeben, mit nur einer Unbekannten statt mit zweien zu arbeiten, für die erstere überall den relativ bekannteren Wert einzusetzen. Und so ist uns wieder einmal der Weg gewiesen, daß eine schroffe, prinzipielle Gegenüberstellung von Soma und Keimplasma, die uns ja zur exakteren Fassung der Probleme unschätzbare Dienste geleistet hat, jedenfalls den wirklichen Zuständen und Geschehnissen nicht entspricht.

In diesem Sinne kann der Entwicklungsgang, dessen die Geschlechtsunterschiede bedurft haben, auf folgende Weise skizziert werden, womit zugleich eine

Kurze Zusammenfassung der allgemeinen Resultate über Ursprung der Geschlechtsunterschiede

gegeben wird:

I. Die Lebewesen sind ursprünglich sexuell indifferent. Im Reiche der Einzeller besitzt anfangs jede Zelle gleichermaßen die volle Fähigkeit, sich zu teilen und, wenn dies nötig wird, mit einer beliebigen anderen zu verschmelzen, um neuerlich Teilungsfähigkeit zu erlangen. Später, wenngleich auch noch im Protistenreich und besonders bei Lebewesen, die im Übergange zu Metazoen und Metaphyten Zellaggregate bilden, sind zwar oft nur noch gewisse Zellen des ganzen Haufens zur Kopulation und daher zur Fortpflanzung der Art nach Degeneration und Zugrundegehen der übrigen Kolonie befähigt, aber diese Kopulationszellen sind untereinander gleich im Aussehen und Wert.

II. Weitere Arbeitsteilung bringt eine Ungleichheit der zur Kopulation spezialisierten Zellen (Gameten) hervor: die einen bewegen sich rasch, assimilieren wenig, bleiben klein und leben kürzer (Mikrogameten, Spermien); die anderen funktionieren gerade entgegengesetzt, erwerben mehr Cytoplasma und leben länger (Makrogameten, Ovula). Damit erscheint die Differenzierung der essentialen Geschlechtsorgane vollzogen, ihr Erwerb muß in relativ sehr frühen Anfängen der organischen Entwicklung (zu den Protisten) verlegt werden, ist aber durch andauernd gleichsinniges Funktionieren bereits die Basis für Angliederung genitaler subsidiärer Geschlechtsunterschiede bei den mehrzellig zusammengesetzten Organismen.

III. Je höher wir im Stammbaum der Tiere und Pflanzen aufwärts schreiten, desto schwerer fällt es uns, auf die Hervorrufung der essentialen und damit gleichzeitig der genitalen Geschlechtsverschiedenheiten einen exakt bestimmenden Einfluß zu nehmen, was angesichts ihrer frühzeitigen Entstehung und langen Fixierung begreiflich wird. Schon der Umstand, daß man jene erstmalige Entstehung notwendigerweise zu den Einzellern verlegen muß, erlaubt den durch so viele andere Erfahrungen gerechtfertigten Schluß, daß das Geschlecht intragametisch (progam und syngam), d. h. von der Gamete an bestimmt und angefangen von der Gametenvereinigung zur Zygote nicht mehr beeinflußbar ist. Jede Reaktivierung gelingt eben nur in demjenigen Zeitpunkt der Ontogenese, welcher dem Zeitpunkt der Aktivierung während der Phylogenese entspricht. Vor diesem Zeitpunkt erscheint eine Umstimmung, da immerhin jede Gamete (auch die eines getrenntgeschlechtlichen Organismus) bei eingeschlechtlicher Entwicklungstendenz beiderlei Geschlechtsanlagen besitzt, noch möglich, aber je bedeutender die Differenzierungshöhe des Organismus, desto schwerer sind seine Gameten selbst während ihrer sensiblen (der phylogenetischen Erwerbszeit entsprechenden) Reifungsperioden einer äußeren Einflußnahme zugänglich. Ganz genau sieht man deshalb nur bei niederen Tieren und niederen Pflanzen, daß dieselben Faktoren, welche ursprünglich die sexuelle Differenzierung bewirkt haben müssen, auch heute noch, allerdings nur im Rahmen alternativer Reaktivierung einer von beiden latent, aber unwiderruflich festgelegten Sexualzuständen, angewendet werden können: im letzten Grunde sind jene Faktoren lauter graduelle Assimilationsunterschiede, in positiver Richtung für Makrogametismus („Weiblichkeit"), in negativer für Mikrogametismus („Männlichkeit") maßgebend.

IV. Die Ausschaltung der essentialen Geschlechtsorgane lehrt, daß dadurch der Stoffkreislauf des Gesamtorganismus stark geändert wird, und daß nicht bloß deutliche Geschlechtsmerkmale, sondern alle Körperteile beeinflußt werden. Die eigentlichen Geschlechtsmerkmale sind durch die Kastration gewöhnlich von Verkümmerung betroffen, die übrigen Körpermerkmale, soweit sie eine gewisse Hemmung erfahren hätten, stehen nunmehr einem weiteren Wachstum offen. Doch ist das nicht durchgreifend und nicht etwa als Unterschied zwischen Geschlechts- und anderen Merkmalen zu gebrauchen. Allgemein zulässig ist nur der Schluß, daß in Wirk-

lichkeit alle Organisationsmerkmale der höheren, getrenntgeschlechtlichen Lebewesen als sexuell different angesehen werden müssen (Somageschlecht).

V. Andrerseits gibt es auch keinerlei Merkmale — und die Geschlechtsmerkmale engeren Sinnes sind hierin inbegriffen —, die durch eine, wenn auch noch so frühzeitige Ausschaltung der essentialen Organe an ihrer embryonalen Anlage verhindert werden. Und ebenso, wie ihre erstmalige Ausbildung bis zu einem gewissen, mehr oder weniger fortgeschrittenem Grade unabhängig von den Gonaden erfolgt, so auch ihre abermalige Ausbildung nach Verlust, ihre physiologische und akzidentale Regeneration. Hier wie dort bedingt die Abwesenheit der Keimdrüse lediglich quantitative Unterschiede der Ausbildungsstufe, und Embryogenese einerseits, Regeneration andrerseits unterscheiden sich selbst wieder nur quantitativ voneinander, so zwar, daß Sexualmerkmale, die während ihrer Embryogenese von der Gonade unabhängig schienen, bei ihrer Regeneration doch zuweilen auf untergeordneter Stufe stehen bleiben, während eben diese Regeneration in Anwesenheit der Gonade bis zum Höchstausmaße fortschreitet.

VI. Die Wiedereinverleibung essentialer Geschlechtssubstanzen in beliebiger Form, im Original-, stückweisen oder Extraktivzustand, an zuständiger oder fremder Stelle, subcutan oder intravenös, stomakal oder rectal, kann all jene Stoffwechselveränderungen mildern und rückgängig machen — vorausgesetzt, daß die Gonadensubstanz durch die Art ihrer Vorbehandlung keine zu tiefgreifenden Veränderungen ihres Gefüges erlitt, d. h. falls ihr überhaupt noch der spezifische Chemismus gewahrt blieb. — Die Gonadensubstanzen der verschiedenen Geschlechter zeigen dabei nur quantitative Wirkungsunterschiede: was man mit Ovarialsubstanz leisten kann, geht auch mit Testikelsubstanz; mit letzterer in der Regel auch beim Weibchen und aufs Männchen verpflanzten weiblichen Merkmalen (z. B. Rückenmediane des weiblichen Wassermolches wird beim Männchen zum Kamm) stärker, mit ersterer und aufs Weibchen transplantierten männlichen Merkmalen so schwach, daß deutliche Ausschläge der Versuchsführung leicht vermißt und dann leicht mißdeutet werden. Nur selten wirkt umgekehrt Ovarialsubstanz stärker als Testikelsubstanz; aber auch dann sind die Unterschiede lediglich quantitativ, nicht qualitativ. Ob die neuen Versuche mit dauernd gelungenem Austausch der heterologen Keimdrüsen diesen Satz umstoßen werden, bleibt abzuwarten; einstweilen bilden jene Versuche, da nur Quantitätsmerkmale und nur graduelle Unterschiede derselben, wie sie in anderen Objekten sogar als typische Kastrationsfolgen auftraten, beobachtet wurden, keine entscheidende Widerlegung.

VII. Das periphere Nervensystem der Tiere ist an diesen Erscheinungen zwar nicht direkt beteiligt, aber da wir dieselben Effekte, in unbedingtem Gegensatz zu allen übrigen Organsubstanzen, außer mit Gonaden- auch mit Gehirnsubstanz brünftiger Tiere (männlicher abermals besser als weiblicher) hervorzurufen vermögen, — da ferner der cerebral bedingte Geschlechtstrieb der Erektions- und Ejakulationsfähigkeit, diese wieder der Höchstausbildung von Brunft- und anderen extragenitalen

Merkmalen vorausgeht, so ist das Gehirn als Regulator anzunehmen, als vorerst sensibilisiertes („erotisiertes“) Zentralorgan, welches auf dem Wege der Gefäßerweiterung das Wachstum gewisser Teile, zumal der eigentlichen Geschlechtsattribute, beschleunigt, auf dem Wege der Gefäßverengerung andere, vorzugsweise geschlechtlich nicht augenfällig unterschiedene Teile zum Wachstumsstillstand oder rückläufigen Wachstum bestimmt. So ist die Wirkung der von der Gonade aus chemisch sensibilisierten, vom Zentrum aus peripheriewärts regulierenden Ganglien genau die entgegengesetzte wie beim Ausfall der inneren Gonadensekretion (vgl. hierüber nochmals Punkt IV dieser Zusammenfassung!).

VIII. Die Tier- und Pflanzenzüchtung im Hinblick auf Geschlechtsmerkmale lehrt, daß diese, und zwar essentiale sowohl wie genitale und extragenitale, sich ganz wie Spezies- und Rassenmerkmale benehmen, d. h. vererblich sind und bei Kreuzung den Regeln der alternativen oder der gemischten Vererbung, sowie in zweiter Kreuzungsgeneration der *Mendel*schen Spaltungsregel folgen. Ferner lehrt die Bastardierung, daß indifferente systematische Merkmale sich geschlechtlich aufdifferenzieren, sowie umgekehrt, daß sexuell beschränkte Merkmale ins Eigentum aller Individuen übergehen können, letzteres entweder durch ihre vollständige Dominanz oder durch gänzliche Verwischung in den bei Kreuzung fernstehender Rassen auftretenden „Atavismen“.

IX. Die Einwirkung äußerer Faktoren lehrt, daß die Geschlechtsmerkmale auch in ihrer Erwerbsmöglichkeit durch direkte und funktionelle Anpassung den Speziesmerkmalen gleichen. Die Erwerbung kann zunächst von beiden Geschlechtern gleichzeitig und gleichmäßig unternommen werden und sich erst später auf ein bestimmtes Geschlecht (meist das Männchen) spezialisieren; die Erwerbung kann aber auch sofort nur von seiten eines Geschlechtes erfolgen, das sich durch seine bereits bestehenden Verschiedenheiten anderen Lebensbedingungen aussetzt und daher um so eher Gelegenheit findet, neue Verschiedenheiten den alten hinzuzufügen (betrifft meist ebenfalls das Männchen). Die erste Methode der Erwerbung, die gleichzeitige, wird durchschnittlich in den älteren Zeitläuften der Stammesentwicklung einer Art, die zweite Methode, die ungleichzeitige, in den späteren Epochen derselben Stammesgeschichte häufiger sein.

X. Die durch äußere Einwirkung direkt (passiv seitens des Lebewesens) oder indirekt (aktiv seitens des Lebewesens) hervorgebrachten Geschlechtsunterschiede werden vererbt, abermals mit Einschluß der essentialen Organisationen; dabei können sowohl primär gemeinsame Merkmale sekundär zu sexuell beschränkten, als auch primär begrenzte zu sekundär gemeinsamen werden, und dies kann sich wahrscheinlich im weiteren Verlaufe der Generationen mehrmals wiederholen, so daß ein fortwährender Kreislauf und Wechsel von Sexualattributen beschrieben wird, von welchem die essentialen und genitalen in ihrer Eigenschaft als älteste und bestfixierte am wenigsten oder gar nicht mehr, die extragenitalen aber auch gegenwärtig noch in hohem Maße betroffen sind.

X. Literaturverzeichnis.

Wenn nicht ausdrücklich anders bezeichnet, bedeuten römische Ziffern den Band oder Jahrgang, arabische Ziffern die Seitenzahlen. Wo keine Seitenzahlen angegeben sind, lag mir meist ein Separatabdruck der betreffenden Arbeit mit selbständiger Paginierung (von Seite 1 beginnend) vor, wie sie leider bei den meisten medizinischen und klinischen Wochenschriften üblich ist, oder ich kannte die Arbeit nur aus Referaten, an deren Quellenangaben ich mich dann gehalten habe. Wo ich eine Arbeit nur nach einem anderen Autor zitiere, ist dies (im Text) ausdrücklich hervorgehoben.

„[Lit.]“ bedeutet, daß die Arbeit mit weiteren Literaturnachweisen in größerem Maßstabe ausgestattet ist.

Abelsdorf, Klin. Monatsbl. f. Augenheilk., XLI, **1903**.

Addis, „Pathogenese der hereditären Hämophilie“. — Annual Meeting of the British Medical Ass. London, Sect. of Path., **1910**. (Ref. in Med. Klinik, Nr. 46, 1840—41, **1910**.)

Adler Alfr., „Zu Herrn Dr. Josef Kyrles Entwicklungsstörungen der männlichen Keimdrüse im Jugendalter“. — Wiener klin. Wochenschr., Nr. 47, 1685—1686, **1910**.

Andrews, „Internal Secretion of the Ovary“. — Journ. of Obstet. and Gyn., V, **1904**.

Alt, „Eine eigenartige Beeinflussung des Geschlechtes in der Rinderzucht“. — Ilustr. Landwirtschaftl. Zeitung, Nr. 100, **1909**.

Alterthum E., „Folgezustände nach Kastration“. — Beitr. z. Geburtsh. u. Gynäk., II, 1, S. 13, **1899**. [Lit.]

Athanasow, „Recherches histologiques sur l'atrophie de la prostate consécutive à la castration, à la vasectomie et à l'injection sclérogène épididymaire“. — Thèse de Nancy, **1898**.

Athanasow, Arch. de l'anatomie, XXXIV.

Axenfeld, Neurol. Zentralbl., 608, **1903**.

Baehr W. B. v., „Über die Bildung der Sexualzellen bei Aphididae“. — Zool. Anz., XXXIII, **1908**.

Baltzer F., „Über die Größe und Form der Chromosomen bei Seeigeleiern“. — Verh. Deutsch. Zool. Ges., **1908**; Arch. f. Zellforschung, II, 4, **1909**.

Bacrass, „Über hornlose Schafböcke“. — Illustr. Landw. Ztg., XXVI, Nr. 73, **1906**.

Bartel, „Über die hypoplastische Konstitution“. — Ges. f. inn. Med., Wiener klin. Wochenschr., **1908**.

Bartels Mart., Zeitschr. f. Augenheilk., **1906**.

Basch K., „Über experimentelle Auslösung der Milchabsonderung“. — Monatsschr. f. Kinderheilkunde, VIII, Nr. 9, Dez. **1909**.

Basile C., „Influenza della lecitina sulla determinazione del sesso e sui caratteri Mendeliani“. — Acc. Lincei, I, Nr. 10, **1908**.

Bateson W., „Report to the Evolution Committee of the Royal Society“. I (part II: Experiments with Poultry), 87—123, **1902**.

Bateson W., „Mendels Principles of Heredity“. — Cambridge, University Press, **1909**. [Lit.]

Baum J., „Die örtliche Einwirkung von Nebennierensubstanz, Brenzkatechin und Spermin auf die Zirkulation“. — Berliner klin. Wochenschr., **1905**.

Bayerthal, Neurol. Zentralbl., 572, **1903**.

Bayliss W. M. und *E. H. Starling*, „Die chemische Koordination der Funktionen des Körpers“. — Asher und Spiros Ergebnisse der Physiol., V, 1. u. 2. Abt., 664—697, bes. 684—689, **1906**.

Beard T., „The Germ Cells“. — Zool. Jahrb., XVI, **1902**.

Beck R., „Durch Verletzung des Bastgeweihes entstandene Monstrositäten“. — Deutsche Jägerzeit., LVI, Nr. 11, 12, 13, 7 Figg., **1910**.

Becker Ph. F., „Der männliche Kastrat, mit besonderer Berücksichtigung seines Knochensystems". — Inaug.-Diss., Freiburg i. B., **1898**. [Lit.]

Becker Ph. F., „Über das Knochensystem eines Kastraten". — Arch. f. Anat. u. Physiol., Abt. f. Anat., I, II, 83, **1899**.

Bedriaga J. de, „Die Lurchfauna Europas, II. Urodela". — Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou, XLIV, 187—760, **1897**.

Benecke B., „Über die Entwicklung des Erdsalamanders (Salamandra maculosa Laur.)". — Zool. Anz., III, 13—17, **1880**.

Benkiser, Verh. Deutsch. Ges. f. Gynäk., IV. Kongreß **1891**.

Berge-Rebel, Schmetterlingsbuch, 9. Aufl., Stuttgart, Schweizerbartsche Verlagshandlung, **1909**.

Berger Kurt, „Beiträge zur Frage der Kastration und deren Folgezustände". — Inaug.-Diss., Greifswald **1901**.

Berthold, „Transplantation der Hoden". — Arch. f. Anat. u. Physiol., Phys. Abt., S. 42, **1894**.

Bertkau Ph., „Beschreibung eines Zwitters von Gastropacha Quercus". — Arch. f. Naturg., LV, 75, **1889**.

Bertkau Ph., „Beschreibung eines Arthropodenzwitters". — Arch. f. Naturg., LVII, 229, **1891**. [Lit.]

Bertschy, „Die Kastration der Kühe". — Tierärztl. Rundschau, XI, Nr. 29, **1905**. [Lit.]

Bestion de Camboulas, „Le Suc Ovarien". — Paris **1898**.

Biedl Artur, „Innere Sekretion". — Berlin u. Wien, Urban & Schwarzenberg, **1910**. [Lit.]

Bilharz A., „Die Genitalorgane schwarzer Eunuchen". — Zeitschr. wiss. Zool., X, 281, **1860**. [Lit.]

Bischoff Th., „Beweis der von der Begattung unabhängigen periodischen Reifung und Loslösung der Eier etc.". — Gießen **1844**.

Bitter G., „Parthenogenesis und Variabilität der Bryonia dioica". — Abh. Naturf. Ver. Bremen, XVIII, 99—107, **1904**.

Blackwall J., „Report on some Researches into the Structure, Functions and Oeconomy of the Araneida etc." — Brit. Ass. Rep. 14. meet., 69—75, **1844**, **1845**.

Blakeslee A. R., „Differentiation of Sex in Thallus, Gametophyte and Sporophyte". — Bot. Gaz., XLII, **1906**.

Blaringhem L., „Mutations et Traumatismes". — Paris, F. Alcan, **1908**. [Lit.]

Bogacki Kamil, „Experimentelle Flossenregeneration bei europäischen Süßwasserfischen". — Arch. f. Entw.-Mech., XXII, Heft 1, 2, 18—21, **1906**.

Boisduval, „Histoire naturelle des insectes". Lepidoptères, I, 194, **1836**. [Lit.]

Bond, „Certain Undescribed Features in the Secretory Activity of the Uterus and Fallopian Tubes". — Journ. Phys., XXII, **1898**.

Bond and *Horsley*, Brit. Med. Journ., July 21pt, **1906**.

Bonhote J. L., „Some Notes on the Hybridising of Ducks". — Proc. 4th Intern. Ornith. congress, 235—264, tb., IX—XII, **1904**.

Born G., „Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung der Geschlechtsunterschiede". — Breslauer ärztl. Zeitschr., Nr. 3, 4, **1881**.

Boston L. N., „Absence of the uterus in three sisters and two cousins". — Lancet, CLXXII, 21—22, **1907**.

Botezat E., „Untersuchungen an Rehgeweihen mit Berücksichtigung der übrigen Cerviden". — Arch. f. Entw.-Mech., XVIII, 593—607, **1904**.

Bouin P. et *P. Ancel*, „Recherches sur les cellules interstitielles du testicule chez les mammifères". — Arch. de Zool. exp. et gén., I, **1903**.

Bouin P. et *P. Ancel*, „Sur les variations dans le développement du tractus génital chez les animaux cryptorchides et leur cause". — Bibl. Anat., XIII, fasc. 2, **1904** *a*.

Bouin P. et *P. Ancel*, „La glande interstitielle a seul, dans le testicule, une action générale sur l'organisme". — „L'infantilisme et la glande interstitielle du testicule". — C. r. Ac. Scienc. Paris, janv., **1904** *b*.

Bouin P. et *P. Ancel,* „Recherches sur la signification physiologique de la glande interstitielle du testicule chez les mammifères“. — Journ. Physiol. et Path. gén., VI, **1904** *c.*

Bouin et *Ancel,* „Sur l'Effet des Injections de l'Extrait de Glande interstitielle du Testicule sur la Croissance“. — C. R. Soc. Biol., LXI, **1906**.

Bouin P. et *P. Ancel,* „Sur les cellules interstitielles du testicule des mammifères et leur signification“ und andere Arbeiten: Comptes Rendus de la soc. de biol., 14 nov. **1903**; 19 déc. **1903**; 13 févr. **1904**; LVI, II, 97, **1904**; LVI, II, 335, **1904**; LVII, I, 553, 554, **1905**; LVII, II, 221, **1905**; LXV, **1908** u. ibid., p. 314; LVII, p. 464, 497, **1909**.

Bouin P., Ancel P. et *Villemin,* „Sur la physiologie du corps jaune de l'ovaire recherches faites à l'aide des rayons X“. — Comptes rendus Soc. Biol., LVIII, II, 417, **1906**. — Ibid., 337, **1907**.

Boveri Th., „Über Beziehungen des Chromatins zur Geschlechtsbestimmung“. — Sitzber. physik.-med. Ges. Würzburg, 1—10, **1908/09**. [Lit.]

Boveri Th., „Über das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Hermaphroditismus. Beobachtungen an Rhabditis nigrovenosa“. — Verh. physik.-med. Ges. Würzburg, N. F., XLI, 83—97, 19 Figg., **1911**.

Brachet, „Recherches“, 2e Édition, Paris, **1837**.

Braem F., „Zur Entwicklungsgeschichte von Ophryotrocha puerilis“. — Zeitschr. f. wiss. Zool., LVII, 187, Taf. X, XI, **1894**.

Braem F., „Über die Änderung des Geschlechts durch äußere Beeinflussung und über die Regeneration des Afterdarmes bei Ophryotrocha“. — Anat. Anz., XXX, Nr. 1, **1908**.

Braem F., „Die ungeschlechtliche Fortpflanzung als Vorläufer der geschlechtlichen“. — Biol. Zentralbl., XXX, Nr. 11, 367—379, **1910**. [Lit.]

Brake B., „Resultate der Kreuzung zwischen Lymantria japonica Motsch. (Japanischer Schwammspinner) und L. dispar L.“. — Entom. Zeitschr., Stuttgart, XXI, 177, Figg. 1—3, **1907/08**.

Brandt A., „Anatomisches und Allgemeines über die sogenannte Hahnenfedrigkeit und andere Geschlechtsanomalien bei Vögeln“. — Zeitschr. f. wiss. Zool., XLVIII, 101—190, **1889**. [Lit.]

Brandt K., „Gehörne mit Stumpfstangen“. — Deutsche Jägerzeitung, LIV, Nr. 46, 729—732, 3 Figg., **1910** a.

Brandt K., „Weibliches Rotwild mit Geweih“. — Deutsche Jägerzeitung, LV, Nr. 8, 123—125, 125—126; LVI, Nr. 12, 188, **1910** b.

Bresca Giov., „Experimentelle Untersuchungen über die sekundären Sexualcharaktere der Tritonen“. — Arch. f. Entw.-Mech., XXIX, 3./4. Heft, 403—431, 3 Figg., **1910**.

Breuer und *v. Seiller,* „Über den Einfluß der Kastration auf den Blutbefund weiblicher Tiere“. — Arch. f. Exp. Path. u. Pharmak., I, 169—198, **1903**.

Briau, „De l'influence de la castration testiculaire et ovariaire sur le développement du squelette“. — Gaz. hebd., **1901**.

Brindlay and *F. A. Potts,* „The effects of Parasitic Castration in Insects“. — Science, XXXII, Nr. 832, p. 836, **1910**.

Briquet, „Traité clinique de l'hystérie, Paris, p. 39, **1859**.

Brock J., „Indische Cephalopoden“. — Zool. Jahrb., II, 591—614, Abb. 16, **1887**.

Brown-Séquard, „Des effets produit chez l'homme par des injections souscoutanées d'un liquide retiré des testicules frais de cobaye et de chien“. — C. R. Soc. Biol., 415, 420, 430, 451, **1889**.

Brown-Séquard, „Remarques sur les effets produit sur la femme par des injections souscoutanées d'un liquide retiré d'ovaire d'animaux“ und andere Arbeiten. — Arch. d. Physiol. norm. et path., 651, **1889**; 201, 443, 456, 651, **1890**; 224, 401, 747, **1891**; 151, 406, 754, **1892**; 205, 796, **1893**.

Bucura K. J., „Nachweis von chromaffinem Gewebe und wirklichen Ganglienzellen im Ovar“. — Wiener klin. Wochenschr., **1907** *a.*

Bucura K. J., „Beiträge zur inneren Funktion des weiblichen Genitales". — Zeitschr. f. Heilk., XXVIII, **1907** *b*.

Bucura K. J., „Zur Therapie der klimakterischen Störungen und der Dysenterie". — Münchener med. Wochenschr., **1909**.

Bugnion E., „Les cellules sexuelles et la détermination du sexe". — Bull. Soc. vaud. Sc. natur., XLVI. Nr. 169, 263—316, **1910**.

Burckhardt G., „Ein Beitrag zur Ovarientransplantation (Transplantation von Ovarien in den Hoden bei Kaninchen)". — Zieglers Beitr., XLIII, Heft 3.

Burrows C. R. N., „A new hybrid Nyssia: Nyssia hybr. merana". — Entomological Record, XVIII, 132, **1906**.

Buttel-Reepen v., „Über den gegenwärtigen Stand der Kenntnisse von den geschlechtsbestimmenden Ursachen bei der Honigbiene (Apis mellifica L.), ein Beitrag zur Lehre von der geschlechtlichen Präformation". — Verh. Deutsch. Zool. Ges., XIV, 48—77, **1904**. [Lit.]

Buys et *Vandervelte*, „Recherches expérimentales sur les lésions consécutives à l'Ovariotomie Double". — Arch. Ital. de Biol., XXI, **1894**.

Calzolari A., „Recherches Expérimentales sur un rapport probable entre la fonction du thymus et celle de testicule". — Arch. Ital. de Biologie, XXX, Nr. 1, 71.

Carmichael, „The Possibilities of Ovarian Grafting in the Human Subject etc." — Journ. of Obstet. and Gynaec., March **1907**.

Carmichael and *Marshall*, „The Correlation of the Ovarian and Uterine Functions". — Proc. Roy. Soc., Ser. B, LXXIX, **1907**.

Carmichael and *Marshall*, „On the occurence of Compensatory Hypertrophy in the ovary". — Journ. of Physiol, XXXVI, Nr. 6, 431—434, **1908**.

Caspari, „Über Hybridation etc." — Jahrb. Nassau. Ver. f. Naturk., XLVIII, 150—167, Taf. II, III, **1895**.

Castle W. E., Bull. Mus. Comp. Zool., XL, 189, **1903** (zitiert nach: *Castle* 1909).

Castle W. E., „A Mendelian View of Sex Heredity". — Science N. S., XXIX, Nr. 740, 395—400, March **1909**.

Castle W. E., „The Effect of Selection upon Mendelian Characters Manifested in one Sex only". — Journ. Exp. Zool., VIII, Nr. 2, 185—192, March **1910**.

Castle W. E., „On Sex-Chromosomes in Hermaphroditism". — Amer. Nat., XLV, 425—430, July **1911**.

Castle, Carpenter, Clark, Mast and *Barrows*, „The Effects of Inbreeding, Cross-Breeding and Selection upon the Fertility and Variability of Drosophila". — Proc. Am. Acad. of Arts and Sciences, XLI, Nr. 33, 731—786, **1906**.

Caton, „Antelope and Deer of America". — 2nd Edition, New York **1881**.

Černý Adolf, „Versuche über Regeneration bei Süßwasserschnecken". — Arch. f. Entw.-Mech., XIX, **1905**.

Černý Adolf, „Versuche über Regeneration bei Süßwasser- und Nacktschnecken". — Arch. f. Entw.-Mech. XXIII, Nr. 4, 503—510, Taf. XXI, **1907**.

Cimoroni in „Lo Sperimentale", LXVI, **1907** und Arch. it. de Biol., XLVIII, **1908**.

Chapman T. A., „On Hybridising Amphidasys prodromaria and A. betularia". — Entomological Record, II, 83, **1881**.

Chrobak R., „Über Einverleibung von Eierstockgeweben". — Zentralbl. f. Gynäk., XX, **1896**.

Mc Clendon J. F., „On the effect of External Conditions in the reproduction of Daphnia". — Am. Naturalist, XLIV, Nr. 523, pp. 404—412, **1910**.

Mc Clung C. E., „The Accessory Chromosome — Sex Determinant?" — Biol. Bull., III, **1902**.

Coffin, Gaz. hebdom., **1877**.

Cohn Ludw., „Die willkürliche Bestimmung des Geschlechts". — 2. Aufl., Würzburg, A. Stuber, **1898**.

Copeman, „Experiments described at the Physiological Society Cambridge" (zitiert nach: *Doncaster* und *Marshall*), Mai **1908**.

Correns C., „Bastarde zwischen Maisrassen, mit besonderer Berücksichtigung der Xenien". — Bibl. bot., Originalabh. a. d. Gesamtgeb. d. Bot., Heft 53, **1901**.
Correns C., „Die Vererbung der Geschlechtsform bei den gynodiözischen Pflanzen." — Ber. Deutsch. bot. Ges., XXIV, **1906**.
Correns C., „Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes". — Berlin, Borntraeger, **1907**.
Mc Cracken Isabel, „Heredity of the Race-Characters Univoltinism and Bivoltinism in the Silkworm (Bombyx mori). A Case of Non-Mendelian Inheritance". — Journ. of Exp. Zool., VII, Nr. 4, 747—763, **1909**.
Cramer H., „Transplantation menschlicher Ovarien". — Münchner med. Wochenschr., **1906**.
Cramer and *Marshall*, nach bisher unpublizierten Ergebnissen mitgeteilt in *Marshall*, „Physiol. of Reproduction" (s. d.), p. 355, **1910**.
Crampton H. E., „An Experimental Study upon Lepidoptera". — Arch. f. Entw.-Mech., IX, 293—318, Taf. XI—XIII, **1900**.
Cronau, „Kreuzungen unter den Hühnervögeln". — Zool. Garten, XL, 99—108, 136 bis 144, **1899**.
Cronau, „Der Jagdfasan, seine Anverwandten und Kreuzungen". — Berlin **1902**.
Crowe, Cushing and *Homans*, „Experimental Hypophysectomy". — Johns Hopkins Hosp. Bull., XXI, May **1910**.
Cuénot L., „Sur la détermination du sexe chez les animaux". — Bull. Sc. France Belgique, XXXII, 462, **1899**.
Cunningham J. T., „Sexual Dimorphism in the Animal Kingdom". — London, A. & Ch. Black, **1900**.
Cunningham J. T., „The Heredity of Secondary Sexual Characters in relation to Hormones . . .". — Arch. f. Entw.-Mech., XXVI, Nr. 3, 372—428, **1908**.
Curatolo und *Tarulli*, „Einfluß der Abtragung der Eierstöcke auf den Stoffwechsel". — Zentralbl. f. Gynäk. **1895**.
Curatolo und *Tarulli*, „Sulla secrezione interna delle ovaie". — Ann. di ostetr. e ginec., **1896**.
Darwin Ch., „Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl". — Gesammelte Werke, übersetzt von *J. V. Carus*, V. Bd., Stuttgart **1875**.
Darwin Ch., „Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation". — III. u. IV. Bd. der Gesammelten Werke, übersetzt v. *J. V. Carus*, Stuttgart, Schweizerbart, **1878**.
Davenport C. B., „Inheritance in Poultry". — 104 Seiten, XVIII tab., Washington **1906**.
Dawson R., „The Causation of Sex". — London **1909**.
Delbet P., „Sémiologie des organes génitaux". — Traité de Path. gén. par *Ch. Bouchard*, V, 289, **1901**.
Delille A., „L'hypophyse et la modification hypophysaire". — Paris **1909**.
Dickel F., „Das Prinzip der Geschlechtsbildung". — Darmstadt **1898**.
Dickel F., „Über *Petrunkewitschs* Untersuchungen an Bieneneiern". — Zool. Anz., XXV, 120, **1902**. [Lit.]
Dixon W. E., „The composition and action of orchitic extracts". — Journ. of Physiol., XXV, **1900** und XXVI, **1900/01**.
Dixon W. E. und *Frank E. Taylor*, „Über die Wirkung von Placentarextrakt". — Zentralbl. f. Physiol., XXI, Nr. 15, S. 487, **1907**.
Doncaster L. and *G. H. Raynor*, „On Breeding Experiments with Lepidoptera". — Proc. Zool. Soc. London (I), 125—133, pl. VIII, **1906**.
Doncaster L. and *F. H. A. Marshall*, „The Effects of one-sided Ovariotomy on the Sex of the Offspring". — Journ. of Genetics, I, Nr. 1, 70—72, **1910**.
Dor, Maisonneuve et *Meurids*, „Ralentissement expérimental de la croissance par l'opothérapie orchitique". — C. R. Soc. Biol., LVII, 673, **1905**.
Driesch Hans, „Zur Analyse der Reparationsbedingungen bei Tubularia". — Vierteljahrsschrift Naturf. Ges. Zürich, XLI (Jubelband), **1896**.
Duckworth, Journ. of Anat. and Physiol., XLI, **1906**.

Dudley, „Über intra-uterine Implantation des Ovariums“. — Internat. Gynäkologenkongreß, Amsterdam **1899**.

Dupuytren C., „Note sur le développement du larynx dans les eunuques“. — Bull. des Sc. soc. philomatique Paris, III, 143, **1811**.

Durham F. M. and *D. C. E. Marryat*, „Note on the Inheritance of Sex in Canaries“. — Reports to the Evolution Committee of the Royal Soc. London, IV, 57—60, **1908**.

Ecker A., „Zur Kenntnis des Körperbaues schwarzer Eunuchen“. — Abh. Senckenbergische Nat. Ges. Frankfurt a. M., V, 101, 6 Taf., **1864/65**. [Lit.]

Eichler K., „Über einen Kastrationsversuch bei Tragopogon“. — Österr. bot. Zeitschr., Nr. 9, **1906**.

Eiselsberg v. und *v. Frankl-Hochwart*, „Über operative Behandlung der Tumoren der Hypophysisgegend“. — Neurol. Zentralbl., **1907**.

Eiselsberg v. und *v. Frankl-Hochwart*, „Ein neuer Fall von Hypophysisoperation bei Degeneratio adiposo-genitalis“. — Wiener klin. Wochenschr., Nr. 31, **1908**.

Erdheim, Zieglers Beitr., XXXIII.

Exner A., „Beiträge zur Pathologie der Hypophyse“. — 81. Vers. Deutsch. Naturf. u. Ärzte, Salzburg **1909**.

Félix Émile, „Recherches sur l'excision des organes génitaux externes chez l'homme“. — Thèse de Lyon, **1883**.

Felix W., „Die Entwicklung der Keimdrüsen und ihrer Ausführungsgänge“. — O. Hertwigs Handbuch der vergl. u. exp. Entwicklungsgesch. d. Wirbeltiere, III., 1, **1906**.

Félizet et *Branca*, „Histologie du testicule ectopique“. — Journ. Anat. et Physiol., **1898** und 38, **1902**.

Fichera, „Hypertrophie du corps pituitaire consécutive à la castration“. — Il policlinico, sez. chir., juin-juillet **1905** *a*.

Fichera, „Sur l'hypertrophie de la glande pituitaire consécutive à la castration“. — Arch. ital. de Biol., XLIII, 405; Boll. Acc. med. Roma, **1905** *b*.

Fichera, „Sulla distruzzione dell' ipofisi“. — Lo Sperim., LIX, **1905** *c*.

Figdor W., „Übergangsbildungen von Pollen- zu Fruchtblättern bei Humulus japonicus Sieb. et Zucc. und deren Ursachen“. — Sitzber. Ak. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., CXX, Abt. 1, 1—19, **1911**.

Fischer E., „Lepidopterologische Experimentalforschungen, I—III“. — Allg. Zeitschr. f. Entom., V, VI, VIII, **1900**, **1901**, **1903**.

Flammarion C., „Action des diverses radiations lumineuses sur les êtres vivants“. — C. R. Ac. Scienc., CXXLX, 398, **1899**.

Foà C., „Sui fattori che determinano la funzione della ghiandola mammaria“. — Arch. di Fisiol., V, **1909**.

Foges A., „Zur Hodentransplantation bei Hähnen“. — Zentralbl. f. Physiol., Nr. 26, in Verh. d. Physiol. Klub Wien, **1898**.

Foges A., „Zur Lehre von den sekundären Geschlechtscharakteren“. — Arch. f. d. ges. Physiol., XCIII, 39—58, **1902**. [Lit.]

Foges A., „Beiträge zu den Beziehungen von Mamma und Genitale“. — Wiener klin. Wochenschr., XXI, Nr. 5, **1908**. [Lit.]

Forel A., „Zur Ästhetik als sexuelles Zuchtwahlmoment“. — Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., XXIII, Nr. 2, 319, 320, **1906**.

Fowler G. H., „Notes on some specimens of antlers of the Fallow-Deer, showing continuous variation, and the effects of total or partial castration“. — Proc. Zool. Soc. London, 485—488, **1894**.

Fraenkel L., „Versuche über den Einfluß der Ovarien auf die Insertion des Eies“. — Verh. Ges. f. Gynäk., **1901**.

Fraenkel L., „Zur Funktion des Corpus luteum“. — Arch. f. Gynäk., LXVIII, **1902**.

Fraenkel L., „Weitere Mitteilungen über die Funktion des Corpus luteum“. — Zentralbl. f. Gynäk., XXVIII, **1904**.

Fraenkel L., „Vergl. hist. Unters. über d. Vork. drüsiger Formationen im interst. Eierstocksgewebe“. — Arch. f. Gynäk., LXXV, 433, **1905**.



Fraenkel L., „Ovarialantikörper und Osteomalakie“. — Münchner med. Wochenschr., Nr. 25 u. 26, **1908**.
Fraenkel L. und *F. Cohn*, „Exp. Unters. über d. Einfl. des Corpus luteum auf die Insertion des Eies“. — Anat. Anz., XX, Nr. 12, S. 294, **1901**.
Frankl-Hochwart v., „Über Diagnose der Zirbeldrüsentumoren“. — Deutsche Ztschr. f. Nervenheilk., XXXVII.
Frick, „Über Kastration und Kastrationsmethoden“. — Deutsche Tierärztl. Wochenschr., XV, Nr. 47, **1907**. [Lit.]
Friedenthal Hans, „Beiträge zur Naturgeschichte des Menschen“. Lieferung I—IV. Das Haarkleid des Menschen. — Jena, G. Fischer, **1908**. [Lit.]
Friedenthal Hans, „Zur Frage der Behaarung der Haut der äußeren Sexualorgane von Tieren“. — Medizinische Klinik, Nr. 7, **1909**.
Friedenthal Hans, „Über die Hormone der Sexualorgane“. — Intern. Zentralorg. f. Blut- und Serumforschung, IV, 1910; wiederabgedruckt in „Arbeiten aus dem Gebiet der exp. Physiologie“, herausg. von Dr. *Hans Friedenthal*, Teil II, 172—181, Jena, bei G. Fischer, **1911**. [Lit.]
Frings Karl, „Aufhebung des sexuellen Färbungsdimorphismus durch Einwirkung abnormer Temperaturen bei Lepidopteren“. — Bonn **1907**.
Frings Karl, „Bericht über Temperatur-Experimente in den Jahren 1905—1907“. — Societas Entomologica, XXIII, Nr. 1—5, S. 1—2, 9—11, 19—21, 26—27, 44—46, 1. April **1908** bis 1. April **1909**.
Frisch Joh. Leop., „Abhandlungen von den Ursachen der vielerlei Bildungen und Größen etc.“ — Der Naturforscher, VII, 56, **1775**.
Frohawk F. W., „On the Occurrence of Colias edusa and C. hyale in **1900**, and the results of rearing the var. Helice from Helice ova“. — Entomologist, XXXIV, 2—5, **1901**.
Fuller Edw., „Three-quarter-bred pleasants“. — Proc. Zool. Soc. London, IV, 84, **1836**.
Gadow H., „Die Entwicklung der Hörner und Geweihe“. — Proc. Zool. Soc. London, I., 206—222, **1902**.
Gall F. J., „Anatomie et Physiologie du Système nerveux“. — III. Bd., p. 108 ff., Paris **1818**.
Galloway A. R., „Canary Breeding. A Partial Analysis of Records from 1891 till 1909“. — Biometrica, VII, 1—42, tb. I—V, **1909**.
Gellin O., „Die Thymus nach Exstirpation bzw. Röntgenbestrahlung der Geschlechtsdrüsen“. — Zeitschr. f. exp. Path. u. Therapie, VIII, Heft 1, **1910**.
Gerassimow J., „Über die Größe des Zellkerns“. — Beihefte zum Bot. Zentralbl., XVIII, Abt. I, Heft 1, **1904**. [Lit.]
Gerhartz H., „Rudimentärer Hermaphroditismus bei Rana esculenta“. — Arch. mikr. An., LXV, 699, **1905**.
Gerhartz H., „Geschlechtsorgane und Hunger“. — Biochem. Zeitschr., II, 154, **1906**.
Giard A., „De l'influence de certains parasites rhizocéphales sur les caractères sexuels extérieurs de leur hôte“ (und andere Arbeiten). — C. R. Ac. Sc. Paris, CIII, 84; CIV, 1113; CIV, 1189; CIX, 324; CIX, 708, **1886**.
Giard A., „Comment la castration agit-elle sur les caractères sexuels secondaires?“ — C. R. Soc. Biol., LVI, 4, **1904***a*.
Giard A. et *A. Julie*, „La castration parasitaire et ses conséquences biologiques“. — Rev. gén. des sciences, V, Nr. 15, 26. August **1904***b*.
Glaevecke, „Körperliche und geistige Veränderungen im weiblichen Körper nach künstlichem Verlust der Ovarien“. — Arch. f. Gynäk., XXXV, **1899**.
Glass, „An Experiment in Transplantation of the Entire Human Ovary“. — Medical News, **1899**.
Godard E., „Égypte et Palestine“. — Paris **1876**.
Goebel K., „Über Homologien in der Entwicklung männlicher und weiblicher Geschlechtsorgane“. — Flora od. Allg. Bot. Ztg., XC, 279—305, **1902**.
Goebel K., „Über sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen“. — Biol. Zentralbl., XXX, Nr. 20—22, **1910**. [Lit.]

Gönner, Einseitige Ovariotomie bei Kaninchen, zitiert nach v. Lenhossék, S. 63, Fußnote.

Goldscheid R., „Höherentwicklung und Menschenökonomie. Grundlegung der Sozialbiologie I". — Philos.-soziol. Bücherei, VIII, Leipzig, W. Klinkhardt, **1911**.

Goldschmidt R., „Über die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere". Vorläuf. Mitt. — Münchener med. Wochenschr., Nr. 49, **1911**.

Goltz, „Beiträge zur Lehre von den Funktionen der Nervenzentren des Frosches". — Berlin **1869**.

Goltz, „Über den Einfluß des Nervensystems auf die Vorgänge während der Schwangerschaft und des Gebärakts". — Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., IX, **1874**.

Goltz und *Ewald*, „Der Hund mit verkürztem Rückenmark". — Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., LXIII, **1896**.

Goodale H. D., „Some Results of Castration in Ducks". — Biol. Bull., XX, Nr. 1, 35—66, 11 Figg., **1910**.

Griesheim A. v., „Über die Zahlenverhältnisse der Geschlechter bei Rana fusca". — Arch. f. d. ges. Physiol., XXVI, **1881**.

Gruber W., „Untersuchungen einiger Organe eines Castraten". — Arch. f. Anat., S. 463, **1847**.

Gubler, „Fall von akuter maligner Akromegalie". — Korrespondenzbl. f. Schweiz. Ärzte, XXX, **1900**.

Gudernatsch J. F., „Hermaphroditismus Verus in Man". — American Journ. of Anat., XI, Nr. 3, 267—278, **1911**.

Guenther K., „Zur geschlechtlichen Zuchtwahl". — Arch. f. Rassen- und Gesellschaftsbiologie, II, 3 Heft, **1905**.

Guenther K., „Der Kampf um das Weib in Tier- und Menschenentwicklung". — Stuttgart, Strecker & Schröder, **1909**.

Gurney, „On the Occasional Assumption of Male Plumage by Female Birds". — „Ibis", VI, 5th ser., **1888**.

Hackenbruch P., „Experimentelle und histologische Untersuchungen über die Kompensations-Hypertrophie der Testikel". — Dissertation, Bonn **1888**.

Hadley Th. B., „Sex limited Inheritance". — Science, XXXII, Nr. 831, p. 797, **1910**.

Halban Jos., „Über den Einfluß der Ovarien auf die Entwicklung des Genitales". — Monatsschr. f. Geburtsh. u. Gynäk., XII, 496, **1901** *a*.

Halban Jos., „Ovarium und Menstruation". — Sitzber. Kais. Ak. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., CX, 71, **1901** *b*.

Halban Jos., „Die Entstehung der Geschlechtscharaktere". — Arch. f. Gynäk., LXX, Nr. 2, **1903**. [Lit.]

Halban Jos., „Schwangerschaftsreaktionen der fötalen Organe und ihre puerperale Involution". — Ztschr. f. Geburtshilfe u. Gynäk., LIII, Nr. 2, **1904**. [Lit.]

Halban Jos., „Die innere Sekretion von Ovarium und Placenta und ihre Bedeutung für die Funktion der Milchdrüse". — Arch. f. Gynäk., LXXV, Nr. 2, **1905**.

Halban Jos., Über ein bisher nicht beachtetes Schwangerschaftssymptom (Hypertrichosis graviditatis)". — Wiener klin. Wochenschr., XIX, Nr. 1, **1906**.

Hallion, „Effet vasodilateur de l'extrait ovarien sur le corps thyroïde". — C. R. Soc. Biol., **1907**.

Hammond, Amer. Journ. Neurol. Psychol., **1882**.

Hansemann D. v., Virchows Arch., CXLII, 538—546, **1895**.

Hanau, „Versuche über den Einfluß der Geschlechtsdrüsen auf die sekundären Geschlechtscharaktere". — Arch. f. d. ges. Physiol., LXV, 516, **1896**.

Harms W., „Über Degeneration und Regeneration der Daumenschwielen und -Drüsen bei Rana fusca". — Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., CXXVIII, **1909**.

Havelock Ellis, „Mann und Weib. Eine Darstellung der sekundären Geschlechtsmerkmale beim Menschen". — 2. Aufl., Würzburg, Verlag Curt Kabitzsch.

Heape, „The source of the stimulus which causes the development of the mammary gland and the secretion of milk". — Proc. physiol. Soc., Dec. **1905** und Journ. of Physiol., Nr. 1, 2, **1906**.

Hegar A., „Die Kastration der Frauen". — Volkmanns Sammlung klin. Vorträge, Nr. 136—138, Leipzig **1878**. [Lit.]

Hegar A., „Korrelationen der Keimdrüsen und Geschlechtsbestimmung". — Freiburg i. B., Speyer & Kaerner, **1903**. [Lit.]

Heinroth O., „Beobachtungen an Entenmischlingen". — Sitzber. Ges. Nat. Freunde Berlin, Nr. 3, **1906**.

Heinroth O., „Ein lateral hermaphroditisch gefärbter Gimpel (Pyrrhula europaea Vieill.)". — Sitzber. Gesellsch. Naturforsch. Freunde Berlin, Nr. 6, 328—330, **1909**.

Henderson J., „On the relationship of the thymus to the sexual organs". — Journ. of Physiol., 38, **1904**.

Henking H., „Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten". — Zeitschr. f. wiss. Zool., LI, **1890**.

Herbst Curt, „Formative Reize in der tierischen Ontogenese". Leipzig, A. Georgi, **1901**. [Lit.]

Herbst Curt, „Vererbungsstudien". IV—VI. Arch. f. Entwicklungsmech., XXII, XXIV, XXVII, **1906**, **1907**, **1908**.

Herlitzka Amadeo, „Sul trapiantamento dei testicoli". — Arch. f. Entw.-Mech., IX, Heft 1, 140—156, **1900**.

Heron D., „On the Inheritance of the Sex-Ratio". — Biometrica, V, 79—85, **1906**.

Herrmann E., „Demonstr. von Ovarien beim Status lymphaticus bzw. hypoplasticus". — Zentralbl. f. Physiol., XXIII, Nr. 8.

Hertwig Rich., „Über das Problem der sexuellen Differenzierung". — Verh. Deutsch. Zool. Ges., XV. Jahresvers. Breslau, S. 186, **1905**.

Hertwig Rich., „Weitere Untersuchungen über das Sexualitätsproblem". — Verh. Deutsch. Zool. Ges., XVI. Jahresvers. Marburg, 90—112, **1906***a*.

Hertwig Rich., „Über Knospung und Geschlechtsentwicklung von Hydra fusca". — Biol. Zentralbl. (Festschr. f. J. Rosenthal), XXVI, 13—32, **1906***b*. [Lit.]

Hertwig Rich., „Weitere Untersuchungen über das Sexualitätsproblem". — Verh. Deutsch. Zool. Ges., XVII. Jahresvers. Rostock und Lübeck, 55—73, **1907**.

Hertwig Rich., „Über neue Probleme der Zellenlehre". — Arch. f. Zellforschung, I, 1, 1—32, **1908**.

Hescheler K., „Über Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden". — Jenaer Zeitschr. f. Naturwiss., XXX (N. T. XXIII), 177—288, Taf. XIV, XV, **1896**.

Hesse Rich. und *Franz Doflein*, „Tierbau und Tierleben". — I. Band, drittes Buch, A, 1, d, *α*. — Leipzig und Berlin, B. G. Teubner, **1910**. [Lit.]

Heyer Emil, „Hybridation zwischen Bombyciden". — Soc. Ent., XIII, 137, **1898/99**.

Hikmet et *Regnault*, „Les Eunuques de Constantinople". — Bull. et Mém. Soc. Anthropol. Paris II, 5. sér., **1906**.

Hirth Georg, „Die Mutterbrust, ihre Unersetzlichkeit und ihre Gewöhnung zur früheren Kraft". — München, 2. Aufl. **1900**. [Lit.]

Hochenegg, 37. Chirurgenkongreß **1908**.

Hoffmann L., „Über die Kastration der Haustiere". — Schneidemühls Tiermed. Vortr., II, 12, **1892**.

Hofmeir, „Ernährung und Rückbildungsvorgänge bei Abdominaltumoren". — Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäk., V.

Holdich, „Exhibition of Antlers of Deer showing Arrest of Development due to Castration". — Proc. Zool. Soc., **1905**.

Houssay, „Sur la ponte, la fecondité et la sexualité chez des poules carnivores". — C. R., CXXXVII, Nr. 22, S. 934, **1904**.

Hunter J., „Account on an extraordinary Pheasant". — Phil. Trans., LXX, 527—535, P. I, **1780**. [Lit.]

Hurst Ch., „Experiments with Poultry". — Reports to the Evolution Committee of the Royal Society, II. 131—154, **1905**.

Huschke E., Schädel, Gehirn und Seele des Menschen und der Tiere". — Jena **1854**.

Iltis H., „Über einige bei Zea Mays L. beobachtete Atavismen etc." — Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererbungslehre, V, Nr. 1, 1—20, Taf. II, III, **1911**.

Ishikawa M., „Über die Zahl der Chromosomen von Ginkgo biloba L." — Bot. Magazine Tokyo, XXIV, 225—226, **1910**.

Issakówitsch A., „Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphniden". — Biol. Zentralbl., XXV, 529—536, **1905**.

Issakówitsch A., „Es besteht eine zyklische Fortpflanzung bei den Cladoceren, aber nicht im Sinne Weismanns". — Biol. Zentralbl., XXVIII, **1908**.

Jacobson Edw., „Beobachtungen über den Polymorphismus von Papilio Memnon". — Tijdschr. voor Entomolog., LII, 321, Taf. IX, Figg. 1—4, **1905**.

Janda Viktor, „Die Regeneration der Geschlechtsorgane bei Criodrilus lacuum Hoffm." — Arch. f. Entw.-Mech., XXXIII, Heft 3/4, **1912**.

Jentzner und *Beuttner*, „Experimentelle Untersuchungen zur Frage der Kastrationsatrophie". — Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäk., XLII, **1900**.

Johannsen W., „Elemente der exakten Erblichkeitslehre". — Deutsche, erweiterte Ausgabe, Jena, G. Fischer, **1909**. [Lit.]

Jordan, Novitates Zoologiae, III, 452, **1896**.

Kammerer Paul, „Beitrag zur Erkenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse von Salamandra atra und maculosa". — Arch. f. Entw.-Mech., XVII, Nr. 2, **1904**.

Kammerer Paul, „Erzwungene Fortpflanzungsveränderungen und deren Vererbung. — Demonstration neuer Tierbastarde". — Zentralbl. f. Physiol., XXI, Nr. 8, in Verh. Morph.-Physiol. Ges. Wien, **1907** *a*.

Kammerer Paul, „Regeneration sekundärer Sexualcharaktere bei den Amphibien". — Arch. f. Entw.-Mech., XXV, Heft 1/2, 82—124, Taf. II, III, **1907** *b*. [Lit.]

Kammerer Paul, „Bastardierung von Flußbarsch (Perca fluviatilis L.) und Kaulbarsch (Acerina cernua L.)". — Arch. f. Entw.-Mech., XXIII, Nr. 4, 511—551, 2 Taf., 1 Textfig., **1907** *c*.

Kammerer Paul, „Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. III. Die Nachkommen der nicht brutpflegenden Alytes obstetricans". — Arch. f. Entw.-Mech., XXVIII, Nr. 4, 447—545, Taf. XVI, XVII, **1909**.

Kammerer Paul, „Vererbung erzwungener Farbveränderungen. I. u. II. Induktion von weiblichem Dimorphismus bei Lacerta muralis, von männlichem Dimorphismus bei L. fiumana". — Arch. f. Entw.-Mech., XXIX, 3. u. 4. Heft, 456—498, Taf. XIV, XV, **1910** *a*. [Lit.]

Kammerer Paul, „Das Beibehalten jugendlich unreifer Formzustände (Neotenie und Progenese)". — Ergebnisse der wiss. Medizin, 406—434, **1910** *b*. [Lit.]

Kammerer Paul, „Vererbung künstlicher Zeugungs- und Farbenveränderungen". — Vortrag Internationaler Physiologenkongreß, Wien 1910, abgedruckt in Umschau, XV, Nr. 7, S. 133—156, **1911** *a*.

Kammerer Paul, „Mendelsche Regeln und Vererbung erworbener Eigenschaften". — Verhandl. d. Naturforsch.-Ver. Brünn, XLIX (Mendel-Festband), **1911** *b*. [Lit.]

Kehrer F. A., „Beiträge zur klinischen und experimentellen Geburtskunde". — Gießen **1877**. [Lit.]

Kehrer F. A., „Über gewisse synchrone Nervenerscheinungen und zyklische Vorgänge in den Genitalien und anderen Organen". — Beitr. z. Geburtsh. u. Gynäk., IV, Nr. 2, 228, **1901**.

Keilhack L., „Biologie von Polyphemus pediculus". — Zool. Anz., XXX, **1906**.

Keilhack L., „Zur Cladocerenfauna der Mark Brandenburg". — Mitt. d. Zool. Mus. Berlin, III, **1908**.

Keilhack L., „Bemerkungen zur Fortpflanzungsweise der Cladoceren". — Blätt. f. Aqu. u. Terrarienkunde, XX, 622—623, 6 Figg., **1909**.

Kellogg V. L., „Influence of the Primary Reproductive Organs on the Secondary Sexual characters". — Journ. Exp. Zool., I, Nr. 4, 601—605, **1904**.

Kennel J., „Studien über sexuellen Dimorphismus, Variation und verwandte Erscheinungen". — Schriften der Naturforschergesellschaft der Univ. Dorpat, **1896**.

King H. D., „Regeneration in Asterias vulgaris". — Arch. f. Entw.-Mech., VII, S. 351, Taf. VIII, **1898**.

King H. D., „Food as a Factor in the Determination of Sex in Amphibians". — Biol. Bull., XIII, **1907**.
King H. D., „Studies on Sex-Determination in Amphibians II". — Biol. Bull., XVI, Nr. 2, 27—43, **1909**.
King H. D., „Some Anomalies in the Genital Organs of Bufo lentiginosus and their probable Significance". — Am. Journ. Anat., X, Nr. 1, 159—175, 26 Figg., **1910**.
Klebs E., „Handbuch der pathologischen Anatomie". — I. Bd., 2. Abt., S. 722, **1876**. [Lit.]
Klebs G., „Über die Nachkommen künstlich veränderter Blüten von Sempervivum". — Sitzber. d. Heidelberger Ak. Wiss. math.-nat. Kl., 5. Abh., 1—29, Taf. I, **1909**.
Knauer E., „Einige Versuche von Ovarientransplantation am Kaninchen". — Zentralbl. f. Gynäk., XX, 524, **1896**.
Knauer E., „Über Ovarientransplantation". — Wiener klinische Wochenschr., 1219, **1899**.
Knauer E., „Die Ovarientransplantation". — Arch. f. Gynäk., LX, 322, **1909**.
Knauer F. K., „Naturgeschichte der Lurche (Amphibiologie)". — Wien, Pichler, **1877**. [Lit.]
Knauer F. K., „Zwiegestalt der Geschlechter im Tierreiche (Dimorphismus)". — 148. Bändchen der Teubnerschen Sammlung „Aus Natur und Geisteswelt", Leipzig **1907**.
Kölliker v., „Über Zwitterbildungen bei Säugetieren". — Sitzber. d. phys. med. Ges. Würzburg, **1884**. [Lit.]
Kon Intaka, „Hypophysenstudien". — Zieglers Beiträge, XLIV, **1908**.
Kopeć St., „Experimentaluntersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtscharaktere bei Schmetterlingen". — Bull. Ac. Sc. Cracovie, Cl. Math. Nat., 893—918, Nov. **1908**.
Kopeć St., „Über morphologische und histologische Folgen der Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen". — Bull. Ac. Sc. Cracovie, Cl. Math. Nat., Sér. B, 186—197, Mars **1910**.
Kopeć St., „Über den feineren Bau einer Zwitterdrüse von Lymantria dispar L.". — Zool. Anz., XXXVII, Nr. 14/15, 262—270, **1911** *a*.
Kopeć St., „Untersuchungen über Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen". — Arch. f. Entw.-Mech., XXXIII, Heft 1/2, 1—111, **1911** *b*. [Lit.]
Korschelt E., „Über Bau und Entwicklung des Dinophilus apatris". — Zeitschr. f. wiss. Zool., XXXVII, 315, **1882**.
Korschelt E., „Die Gattung Dinophilus und der bei ihr auftretende Geschlechtsdimorphismus". — Zool. Jahrb., II, 955—967, 2 Figg., **1887**.
Kosminsky Peter, „Einwirkung äußerer Einflüsse auf Schmetterlinge". — Zool. Jahrb., XXVII, Abt. f. Syst., **1909**.
Kosminsky Peter, „Weitere Untersuchungen über die Einwirkung äußerer Einflüsse auf Schmetterlinge". — Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Physiol., XXX, Heft 3, 321—338, Taf. 6, **1911**. [Lit.]
Kosminsky Peter, „Einwirkung äußerer Verhältnisse auf Schmetterlinge". III. Zool. Jahrb., I, 297—302, **1912**.
Krapoll, „Experimentelle und histologische Untersuchungen über die Regeneration der männlichen Mammilla". — Dissertation, Bonn **1898**.
Krönig, Med. Kongreß Stuttgart, Zeitschr. f. Gynäk., **1896**.
Krüger W., „Über ungeschlechtliche Fortpflanzung und das Entstehen weiblicher Individuen durch Samen ohne Befruchtung bei Mercurialis annua und anderen diözischen Pflanzen". — Ber. d. deutsch. bot. Ges., XXVI*a*, 333—342, **1908**.
Kurella, siehe *Laurent*.
Kuschakewitsch S., „Die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von Rana esculenta. Ein Beitrag zum Sexualitätsproblem". — Festschrift zum 60. Geburtstag Rich. Hertwigs, 61—224, 11 Taf., Jena, G. Fischer, **1910**.
Kuttner Olga, „Untersuchungen über Fortpflanzungsverhältnisse und Vererbung bei Cladoceren". — Intern. Rev. ges. Hydrob. u. Hydrogr., II, 1—35, **1909**. [Lit.]
Kyber, „Erfahrungen über Blattläuse". — Germars Magazin der Entomologie, **1813**.
Kyrle J., Demonstration von Hoden beim Status lymphaticus bzw. hypoplasticus". — Zentralbl. f. Physiol., XXIII, Nr. 8, **1909**.
Kyrle J., „Über Entwicklungsstörungen der männlichen Keimdrüsen im Jugendalter". — Wiener klin. Wochenschr., XXIII, Nr. 45, 1583—1593, 11 Figg., **1910**.

La Baume, „Über den Zusammenhang primärer und sekundärer Geschlechtsmerkmale bei den Schmetterlingen und den übrigen Gliedertieren". — Biol. Zentralbl., XXX, Nr. 2, 72—81, **1910**.

Lacassagne, Gaz. hebdom., **1877**.

Lambert, „Sur l'action des extraits du corps jaune de l'ovaire". — C. R. Soc. Biol., LXII, 18, **1907**.

Landau M., „Zur Behandlung der Beschwerden der natürlichen und anticept. Klimax mit Eierstocksubstanz". — Berliner klin. Wochenschr., **1896**.

Landois H., „Über das Gesetz der Entwicklung der Geschlechter bei den Insekten". — Zeitschr. f. wiss. Zool., XVII, **1867**.

Lane-Claypon and *Starling*, „An Experimental Inquiry into the Factors which determine the Growth and Activity of the Mammary Glands". — Proc. Roy. Soc. B, LXXVII, **1906**.

Lang Arnold, „Gastroblasta Raffaeli, eine durch eine Art unvollständiger Teilung entstandene Meduse". — Jenaer Ztschr. f. Naturw., XIX, **1886**.

Lang Arnold, „Über die Mendelschen Gesetze, Art- und Varietätenbildung, Mutation und Variation, insbesondere bei unseren Hain- und Gartenschnecken". — Verhandl. d. Schweiz. Naturf.-Ges., 3 Taf., Luzern **1906**.

Lang Arnold, „Über die Bastarde von Helix hortensis Müll. und Helix nemoralis L." — Festschr. d. Universität Jena, bei G. Fischer in Jena **1908**.

Langhans V. H., „Experimentelle Untersuchungen zu Fragen der Fortpflanzung, Variation und Vererbung bei Daphniden". — Verh. d. Deutsch. Zool. Ges., 281—291, **1909**.

Launois et *Roy*, „Gigantisme et castration". — Rév. internat. méd., **1903**.

Laurent E., „Die Zwitterbildungen, Gynäkomastie, Hermaphrodismus". — Deutsche Ausgabe von Kurella, Leipzig **1896**. [Lit.]

Lenhossék v., „Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen". — Jena, G. Fischer, **1903**. [Lit.]

Lereboullet L., „Contribution a l'étude des atrophies testiculaires et des hypertrophies mammaires observées à la suite de certaines orchites (Féminisme)". — Gaz. hebdom. des sc. méd. Bordeaux, XXIV, 34, 35, **1877** [Lit.]

Limon, „Observations sur l'État de la Glande interstitielle dans les Ovaires Transplantés". — Journ. de Physiol. et de Pathol. Genève, XVI, **1904**.

Linden M. v., „Die Ergebnisse der experimentellen Lepidopterologie". — Biol. Zentralbl., XXIV, **1904**.

Linden M. v., „Bestimmung des Geschlechts bei Bienen". — Die Umschau, IX, Nr. 4, **1905**.

Lindner, „Neue Veröffentlichungen auf dem Gebiete der Geburtshilfe. Geschlechtsbildung". — Wochenschr. f. Tierheilk. u. Viehzucht, XLVIII, Nr. 16, **1904**.

Lingel A., „Zur Frage nach dem Einflusse der Kastration auf die Entwicklung der Milchdrüse." — Inaug.-Diss. Freiburg i. B. **1900**.

Lode, „Zur Transplantation der Hoden bei Hähnen". — Wiener klin. Wochenschr., 345, **1895**.

Loeb Leo, „Wunden des schwangeren Uterus". — Zentralbl. f. Physiol., XXI, Nr. 5, 165—166, **1907** *a*.

Loeb Leo, „Über die experimentelle Erzeugung von Knoten von Deciduagewebe in dem Uterus des Meerschweinchens nach stattgefundener Operation." — Zentralbl. f. allg. Path. u. path. Anat., XVIII, Nr. 14, 563—565, **1907** *b*.

Loeb Leo, „The Production of Deciduomata and the Relation between the Ovaries and the Formation of the Decidua". — Journ. Am. Med. Assoc., L, pp. 1897—1901 June 6 **1908** *a*.

Loeb Leo, „A Note on the Occurrence of Mitoses in the Corpus Luteum of the Guinea Pig". — Anat. Rec., II, Nr. 6, 240—241, Sept. **1908** *b*.

Loeb Leo, „The Experimental Production of the Maternal Placenta and the Function of the Corpus luteum". — Journ. Am. Med. Ass., LIII, 1471—1474, Oct. 30 **1909** *a*.

Loeb Leo, „Beiträge zur Analyse des Gewebewachstums. III. Die Erzeugung von Deciduen in dem Uterus des Kaninchens". — Arch. f. Entw.-Mech., XXVII, Heft 1, 89—105, Taf. I, II, **1909** *b*.

Loeb Leo, „Zur Analyse der Wachstumsbedingungen des mütterlichen Teiles der Placenta beim Kaninchen". — Arch. f. Entw.-Mech., XXVII, Heft 3, 463—464, **1909** *c*.

Loeb Leo, „The Experimental Production of the Maternal Placenta". — Proc. Path. Soc. Philadelphia, June **1910** *a*.

Loeb Leo, „The Function of the Corpus luteum, the Experimental Production of the Maternal Placenta and the Mechanism of the Sexual Cycle in the Female Organism." — Medical Record, June 25, **1910** *b*.

Loeb Leo, „Weitere Untersuchungen über die künstliche Erzeugung der mütterlichen Placenta und über die Mechanik des sexuellen Zyklus des weiblichen Säugetierorganismus". — Zentralbl. f. Physiol., XXIV, Nr. 6, **1910** *c*.

Loeb Leo, „The reaction of the uterine Mucosa towards foreign bodies introduced into the Uterine Cavity". — Proc. Soc. Exp. Biol. and Med., VII, 90—91 **1910** *d*.

Loeb Leo, „Beiträge zur Analyse des Gewebewachstumes. IV. Über den Einfluß von Kombinationsreizen auf das Wachstum des transplantierten Uterus des Meerschweinchens." — Arch. f. Entw.-Mech., XXXI, Nr. 3, 456—478, 2 Figg., **1911**.

Loeb Leo and *John W. Hunter*, „Experiments Concerning Extra-Uterine Pregnancy and the Influence of Operation on the Course of Pregnancy". — Univ. of Penns. Medical Bull., Dec. **1908**.

Löer, „Über den Sexualeinfluß auf die Bluttemperatur der Vögel". — Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., CXXXIII, Nr. 4/6, 287—290, **1910**.

Loewy A., „Über den Einfluß des Oophorins". — Berliner klin. Wochenschr., **1899**.

Loewy A., „Neuere Untersuchungen zur Physiologie der Geschlechtsorgane". — Erg. d. Physiol., II, **1903**.

Loewy und *Richter*, „Sexual-Funktion und Stoffwechsel". — Arch. f. Phys., Suppl., **1899**.

Loewy und *Richter*, „Zur Frage nach dem Einfluß der Kastration auf den Stoffwechsel". — Zentralbl. f. Physiol., **1902**.

Lohde Alois, „Untersuchungen über die Zahlen- und Regenerationsverhältnisse der Spermatozoiden bei Hund und Mensch". — Arch. f. Physiol., L, 278, **1891**.

Loisel G., „Les poisons des glandes génitales" und andere Arbeiten. — C. R. de la Soc. Biol. LV, 1329, **1903**; LXI, 27, 104, 446, 448, 504, 883, 889, **1904**; LVII, 77, 80, 133, 400, 403, 460, 463, 509, 511, 584, 586, **1905**.

Lossen, Deutsche Ztschr. f. Chirurgie, LXXVI.

Lutand P., „Über einen Fall von Amastie und Bradydaktylie". — Arch. gén. de méd. August **1910**. — Referat in Wiener klin. Wochenschr., Nr. 49, S. 1766, **1910**.

Lüthje H., „Über Kastration und ihre Folgen". — Arch. f. exp. Path. u. Pharmak., XLVIII, Nr. 3/4, 184, **1902**.

Maier, „Über die Milch und die Milchdrüsen im Lichte der Biologie". — Berliner Tierärztliche Wochenschr., Nr. 49, **1909**.

Maignon F., „Influence des glandes génitales sur la glycogénie". — C. R. Acad. Sc., CL, Nr. 11, 721—724, **1910**.

Maisonneuve, „Contribution à l'étude de l'opothérapie orchitique". — Thèse, Lyon **1903**.

Magnus-Levy und *Falk*, Lungengaswechsel des Menschen". — Arch. f. Phys., Suppl., **1899**.

Malsen H. v., „Geschlechtsbildende Ursachen und Eibildung des Dinophilus apatris". — Arch. mikr. Anat., LXIX, 63—97, **1906**.

Mandl L., „Beitr. z. Kenntnis d. Funktion d. weibl. Keimdrüse". — Festschr. f. Chrobak, **1903**.

Mandl und *Bürger*, „Die biol. Bedeutung der Eierstöcke nach Entfernung der Gebärmutter". — Leipzig und Wien **1907**.

Marburg O., „Zur Kenntnis der norm. u. path. An. d. Zirbeldrüse." — Arb. neur. Inst. Wien, XVII.

Marburg O., „Zur Frage der Adipositas universalis bei Hirntumoren". — Wiener med. Wochenschr., **1907**.

Marchal Elie et *Emile*, „Recherches expérimentales sur la sexualité des spores chez les mousses dioïgnes". — Acad. Roy. Belg., II. sér., tome I, **1906**.

Marchi Ezio, „Geschlechtsdimorphismus bei Tieren und Haustieren". — Müllers Jahrbuch für wiss. u. prakt. Tierzucht, I, 82—126, **1906**.

Marie, „Acromégalie". Brain, XII, 59—81, Juli **1890**; Soc. m. Hôpit., **1896**.

Marshall F. H. A., „The Physiology of Reproduction". — London, Longmans & Co., **1910**. [Lit.]

Marshall F. H. A. and *W. A. Jolly*, „Contributions to the Physiology of Mammalian Reproduction. Part. II. The Ovary as an Organ of Internal Secretion". — Philos. Transact. Roy. Soc. London, Ser. B, CXCVIII, 123—141, **1905**.

Marshall F. H. A. and *W. R. Peel*, „Fatness as a Cause of sterility". — Journ. of Agric. Science, III, Nr. 4, 383—389, 1 pl., **1910**.

Martin A., „Kastration der Frauen". — Real-Enzykl. d. ges. Heilk., 3. Aufl., Lief. 35—36, **1894**. [Lit.]

Mathes, „Ein Beitrag zur Lehre von den Geschlechtscharakteren". — Wiener klin. Wochenschr., Nr. 49, **1903**.

Matignon, „La castration industrielle en Chine". — Gaz. hebdom. des sc. méd. de Bordeaux, XVII, Nr. 34, 403, **1896**.

Maupas E., „Sur la multiplication et la fécondation de l'Hydatina senta Ehr." — Comptes rendus, CXI, 310, **1890**.

Maupas E., „Modes et formes de reproduction chez les Nématodes". — Arch. de Zool. exp., VIII, 963, **1900**.

Maximow A., „Die histologischen Vorgänge bei der Heilung von Hodenverletzungen und die Regenerationsfähigkeit des Hodengewebes". II. Mitt. — Zieglers Beiträge, XXVI, 230—319, 2 Taf., **1899**.

Maximow A., „Die histologischen Vorgänge bei der Heilung von Eierstockverletzungen und die Regenerationsfähigkeit des Eierstocksgewebes". — Arch. f. pathol. Anat., CLX, 95—187, Taf. III, **1900**.

Mayr G. v., „Bevölkerungsstatistik". — Freiburg **1897**.

Megušar Franz, „Die Regeneration der Koleopteren". — Arch. f. Entw.-Mech., XXV, 148—234, Taf. V—VIII, **1907**.

Méhely L. v., „Die herpetologischen Verhältnisse des Mecsekgebirges und der Kapela". Annales Musei Nationalis Hungarici, III, 256—316, 41 Figg., **1905**.

Meijere J. C. H. de, „Über Jacobsons Züchtungsversuche bezüglich des Polymorphismus von Papilio Memnon ♀ und über die Vererbung sekundärer Geschlechtsmerkmale". — Ztschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. III, 161, Taf. 3, **1910** *a*.

Meijere J. C. H. de, „Über getrennte Vererbung des Geschlechtes". — Biol. Zentralbl., XXX, Nr. 6, 216—223, **1910** *b*.

Meisenheimer Joh., „Ergebnisse einiger Versuchsreihen über Exstirpation und Transplantation der Geschlechtsdrüsen bei Schmetterlingen". — Zool. Anz., XXXII, Nr. 12/13, 393—400, **1907**.

Meisenheimer Joh., „Über den Zusammenhang von Geschlechtsdrüsen und sekundären Geschlechtsmerkmalen bei den Arthropoden". — Verh. Deutsch. Zool. Ges., **84—95**, 2 Figg., **1908** *a*.

Meisenheimer Joh., „Über Flügelregeneration bei Schmetterlingen". — Zool. Anz., XXXIII, Nr. 21, 691—698, **1908** *b*.

Meisenheimer Joh., „Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung". — Jena, G. Fischer, **1909** *a*. [Lit.]

Meisenheimer Joh., „Die Flügelregeneration bei Schmetterlingen". — Verh. Deutsch. Zool. Ges., 174—182, Taf. IV, 2 Figg., **1909** *b*.

Meisenheimer Joh., „Über die Beziehungen zwischen primären und sekundären Geschlechtsmerkmalen bei den Schmetterlingen". — Naturw. Wochenschr., N. F., VIII, Nr. 35, **1909** *c*.

Meisenheimer Joh., „Zur Ovarialtransplantation bei Schmetterlingen". — Zool. Anz., XXXV, Nr. 14/15, 446—450, **1910**.

Meisenheimer Joh., „Über die Wirkung von Hoden- und Ovarialsubstanz auf die sekundären Geschlechtsmerkmale d. Frosches". — Zool. Anzeige, XXXVIII, Nr. 2, **53—60**, **1911**.

Mendel Gregor, „Briefe an Carl Nägeli". herausg. v. *C. Correns*. — Abh. math.-phys. Kl. Königl. Sächs. Ges. d. Wiss., XXIX, Nr. 3, 190—265, **1905**.

Millant R., „Castration criminelle et maniaque". — Thèse de Paris **1902**. [Lit.]
Miller, „Das Verhältnis der Geschlechter bei den Kälbern". — Deutsche Landwirtsch. Tierzucht, XIII, Nr. 30, **1909**.
Minot Ch. S., „Lehrbuch d. Entwicklungsgesch. d. Menschen". Deutsch von S. Kästner, **1904**.
Mitford, Proceedings of the Entomological Society London III, **1861**.
Möbius P. J., „Über den Geschlechtstrieb nach F. J. Gall". — Schmidts Jahrbücher d. ges. Med., CCLXVII, 81, **1900**.
Möbius P. J., „Das Somageschlecht". — Die Umschau, VII, Nr. 4, **1903**.
Möbius P. J., „Die Geschlechter der Tiere". — Eine Reihe von Abhandlungen, jede separat erschienen im Rahmen der vom Verf. herausg. „Beiträge zur Lehre von den Geschlechtsunterschieden", **1905** etc. [Lit.]
Möbius P. J., „Über die Wirkungen der Kastration". — Beitr. z. Lehre v. d. Geschlechtsunterschieden, Heft 3/4, Halle a. S., Carl Marhold, **1903**. — Neue Auflage, Halle **1906**. [Lit.]
Monod, „Blindheit infolge Blutverlustes bei der Kastration". — Bull. Soc. centr. de méd. vét., **1908**.
Montgomery Th. H., „The morphological superiority of the female sex". — Proc. Am. Phil. Soc., XLIII, 365—380, **1904**.
Montgomery Th. H., „Are Particular Chromosomes Sex determinants?" — Biol. Bull. XIX, Nr. 1, pp. 1—17, **1910** *a*. [Lit.]
Montgomery Th. H., „The significance of the courtship and secondary sexual Characters of Araneads". — Am. Naturalist, XLIV, Nr. 519, pp. 151—178, **1910** *b*.
Monticelli F. S., „Sull'anatomia delle Cucumaria planci". — Atti Accad. Lincei Rendic. (5.) V, 231—239, 3 Figg., **1896**.
Monziols, zit. nach *Parhon* et *Goldstein*.
Morgan T. H., „Experimental Studies of the Regeneration of Planária maculata". — Arch. f. Entw.-Mech., VII, 364—397, 41. Figg., **1898**.
Morgan T. H., „Further Experiments on the Regeneration of the Tail of Fishes". — Arch. f. Entw.-Mech., IV, 539—561, **1902**.
Morgan T. H., „Recent Theories in Regard to the Determination of Sex". — Popular Science Monthly, 97—116, Dec. **1903**.
Morgan T. H., „Notes on Regeneration". — Biol. Bull., VI, Nr. 4, 160—172, **1904**.
Morgan T. H., „An Alternative Interpretation of the Origin of Gynandromorphous Insects". — Science, XXII, 632—634, April **1905** *a*.
Morgan T. H., „Zieglers Theory of Sex Determination and an Alternative Point of View". — Science, XXII, Nr. 573, Dec. **1905** *b*.
Morgan T. H., „The male and female eggs of Phylloxerans of the Hickories". — Biol. Bull., X, Nr. 5, 201—206, April **1906**.
Morgan T. H., „The Biological Significance and Control of Sex. Sex Determining Factors in Animals". Science, N. S., XXV, Nr. 636, pp. 328—334, March **1907** *a*.
Morgan T. H., „The Cause of Gynandromorphism in Insects". — Am. Naturalist, XLI, Nr. 491, 715—718, Nov. **1907** *b*.
Morgan T. H., „The Determination of Sex in Frogs". — Am. Nat., XLII, 67—70, Jan. **1908** *a*.
Morgan T. H., „The Production of two Kinds of Spermatozoa in Phylloxerans — Functional ‚Female Producing' and Rudimentary Spermatozoa". — Proc. Soc. Exp. Biol. Med. V. Nr. 3. 56—57, **1908** *b*.
Morgan T. H., „Sex Determination and Parthenogenesis in Phylloxerans and Aphids". Science, N. S., XXIX, Nr. 736, pp. 234—237, Febr. **1909** *a*.
Morgan T. H., „Hybridology and Gynandromorphism". — Am. Naturalist, XLIII, 251—253, April **1909** *b*.
Morgan T. H., „Are the Drone Eggs of the Honey-Bee Fertilized?" — Am. Nat., XLIII, 316, 317, Mai **1909** *c*.
Morgan T. H., „A Biological and Cytological Study of Sex Determination in Phylloxerans and Aphids". — Journ. Exp. Zool., VII, Nr. 2, 239—352, pl. I, 25 figg., Sept. **1909** *d*. [Lit.]

Morgan T. H., „Hybridization in A Mutating Period in Drosophila". — The Chromosomes in the Parthenogenetic and Sexual Eggs of Phylloxerans and Aphids". Proc. Soc. Exp. Biol. Med. VII, Nr. 5, 160—162, May **1910** *a*.

Morgan T. H., „Sex Limited Inheritance in Drosophila". — Science, N. S., XXXII, Nr. 812, 120—122, July **1910** *b*.

Morgan T. H., „The Method of Inheritance of two Sex-Limited Characters in the Same Animal". Proc. Soc. Exp. Biol. Med., VIII, Nr. 1, 17—19, Okt. **1910** *c*.

Morgan T. H., „The Application of the Conception of Pure Lines to Sex Limited Inheritance and to Sexual Dimorphism.". — Am. Naturalist, XLV, 65—78, Febr. **1911** *a*.

Morgan T. H., „An Alteration of the Sex-Ratio Induced By Hybridization". — Proc. Soc. Exp. Biol. Med., VIII, Nr. 3, 82—83, Febr. **1911** *b*.

Morgan T. H., „Is the Female Frog Heterozygous in Regard to Sex Determination?" Amer. Nat., XLV, 253—254, Apr. **1911** *c*.

Morgan T. H., *F. Payne* and *Ethel N. Browne*, „A Method to Test the Hypothesis of Selective Fertilization". — Biol. Bull., XVIII, Nr. 2, 76—78, Jan. **1910**.

Morpurgo B., „Sulle parabiosi di mammiferi di sesso diverso". — Arch. Fisiol., VI, Nr. 1, 27—32, **1909**.

Morris, „The Ovarian Graft". — New Vork. Med. Journ., **1895**.

Morton E. M., „Hybrids between Saturnids exhibited by Griffiths Meeting Oct. 16". — Proc. Ent. Soc. London, XXXIV, **1895**.

Müller Ed., „Über die Beeinfl. d. Menstr. durch zerebrale Herderkrankungen". — Neurol. Zentralbl., **1905**.

Müller Rob., „Die sekundären Geschlechtsmerkmale und ihre züchtungsbiologische Bedeutung". — Verh. Deutscher Naturforscher und Ärzte, 79. Versamml. zu Dresden **1907**.

Müller-Liebenwalde J., „Gehörnte Ricken". — Deutsche Jägerzeitung, LIV, Nr. 51, 817—820, **1910**.

Nettleship E., „Cases of color-blindness in women". — Ophth. Soc. Trans., XXVIII, 220, **1908**.

Neugebauer F., „Hermaphroditismus beim Menschen". — Leipzig **1908**. [Lit.]

Neumann und *Vas*, „Einfluß der Ovariumpräparate auf den Stoffwechsel". — Monatsschr. f. Geburtsh. u. Gynäk., XV, **1902**.

Neurath R., „Die vorzeitige Geschlechtsentwicklung". — Ergebnisse der inn. Med. u. Kinderheilk., 4, II, 46 und Wiener med. Wochenschr., **1909**. [Lit.]

Newman L. W., „Hybrid Clostera curtula × reclusa". — Entom. Record, XI, 239, **269**, **1899**.

Noll Fritz, „Die Bestimmung des Geschlechts bei diözischen Pflanzen". — Sitzber. Niederrhein. Ges. f. Nat.- u. Heilkde. Bonn, 24 Seiten, **1907**. [Lit.]

Noll F. C., „Biologische Bemerkungen". — Zool. Garten, XXII, 171—173, **1881**.

Noorden C. v., „Handbuch der Pathologie des Stoffwechsels". — 2. Aufl., Berlin **1907**. [Lit.]

Nüesch-Flawil, „Wirkung der Kastration der Kühe auf die Laktationsdauer". — Berliner Tierärztl. Wochenschr. XXVI, Nr. 47, 918, **1910**.

Numan A., „Verhandeling over de onvruchtbare Runderen". — Utrecht **1843**.

Nußbaum M., „Die Geschlechtsentwicklung bei Polypen". — Sitzber. Niederrh. Ges. f. Nat.- u. Heilkde. Bonn **1892**.

Nußbaum M., „Die Entstehung des Geschlechts bei Hydatina senta". — Arch. mikr. Anat. XLIX, **1897**.

Nußbaum M., „Innere Sekretion und Nerveneinfluß". — Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Gesch., XV, 39—89, **1905** *a*. [Lit.]

Nußbaum M., „Einfluß des Hodensekrets auf die Entwicklung der Brunstorgane des Landfrosches". — Sitzber. Niederrhein. Ges. f. Nat.- u. Heilkde. Bonn **23. Okt 1905** *b*.

Nußbaum M., „Über Regeneration der Geschlechtsorgane". — Sitzber. Niederrhein. Ges. f. Nat.- u. Heilkde. Bonn 21. Mai **1906** *a*.

Nußbaum M., „Untersuchung des Hodensekretes auf die Entwicklung der Brunstorgane der Landfrösche". — Sitzber. Niederrhein. Ges. f. Nat.- u. Heilk., 23. Okt. **1904** und 22. Mai **1906** *b*.

Nußbaum M., „Über den Einfluß der Jahreszeit, des Alters u. der Ernährung auf die Form der Hoden und Hodenzellen der Batrachier". — Arch. f. mikr. Anat., LXVIII, H. 1, **1906** *c*.

Nußbaum M., „Innere Sekretion und Nerveneinfluß". — Anat. Anz., XXIX, Nr. 16/17, **1906** *d*.
Nußbaum M., „Über die Abhängigkeit der Sekretion der Drüsen in der Daumenschwiele der Rana fusca vom Nervus cutaneus antebrachii et manus lateralis". — Anat. Anz., XXX, 578—579, **1907** *a*.
Nußbaum M., „Experimentelle Bestätigung der Lehre von der Regeneration im Hoden einheimischer Urodelen". — Pflügers Arch., CXIX, 443—450, **1907** *b*.
Nußbaum M., „Hoden und Brunstorgane des braunen Landfrosches (Rana fusca)". — Arch. f. d. ges. Physiol., CXXVI, 519—574, Taf. XVII, XVIII, **1909** *a*.
Nußbaum M., „Über die Beziehungen der Keimdrüsen zu den sekundären Geschlechtscharakteren". — Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., CXXIX, 110, **1909** *b*.
Oberthür Ch., „Lepidoptères hybrides appartenant à la tribu des Phalénites". — Bull. Ent. Soc. France, 256—259, pl. 1, **1897**.
Oberthür Ch., „Sur le Biston Hünii Ch. Oberth., Lepidoptère hybride appartenant à la tribu des Phalénites". — Bull. Ent. Soc. France, 274, pl. 1, **1900**.
Oceanu et *Babes*, „Les Effets physiologiques de l'Ovariotomie chez la Chèvre". — C. R. Acad. Sc., CXL, **1905**.
Oettel, „Der Hühner- und Geflügelhof", S. 22. — Weimar **1874**.
Ohler, „Der Einfluß des Geschlechtslebens der Tiere, insbesondere der Vögel, auf die Epidermoidalgebilde der Haut". — Dissert. Bern **1905**. [Lit.]
Omelczenko Th., „Über zweierlei Spermatozoen bei Menschen und Tieren". — Russky Wratsch, Nr. 48, **1908**.
Ostenfeld C. H. und *C. Raunkiaer*, „Kastrierungsversuche mit Hieracium und anderen Cichorien". — Botanisk Tidsskrift, XXV, 407—413, **1903**.
Ostenfeld C. H., „Kastrations- und Hybridisationsversuche mit einigen Hieracium-Arten". — Botanisk Tidsskrift, XXVII, 225—248, **1906**.
Oudemans J. Th., „Falter aus kastrierten Raupen, wie sie aussehen und wie sie sich benehmen". — Zool. Jahrb., Abt. Syst., XII, 71—88, **1898**.
Paechtner, „Kastration und Stoffwechsel". — Verh. Berl. phys. Ges., **1906**.
Papanicolau G., „Über die Bedingungen der sexuellen Differenzierung bei Daphniden". — Biol. Zentralbl., XXX, 430—440, **1910** *a*.
Papanicolau G., „Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden (Simocephalus vetulus und Moina rectirostris var. Lilljeborgii)". — Biol. Zentralbl., XXX, Nr. 21—24, **1910** *b*.
Parhon et *Goldstein*, „Les sécrétions internes". — Paris **1909**. [Lit.]
Pasewaldt G., „Experimentelle und histologische Untersuchungen über die kompensatorische Hypertrophie der Ovarien". — Dissertation Bonn **1888**.
Paton N. L., „The relationship of the thymus to the sexual organs". — Journ. of Physiol., XXXII, 59, **1904**.
Paulcke W., „Zur Frage der parthenogenetischen Entstehung der Drohnen". — Anat. Anz., XVII, S. 474, **1900**.
Pearl Maud de Witt and *Raymond*, „Über die Beziehung der Rassenkreuzung zu dem Geschlechtsverhältnis". — Biol. Bull., XV, 194—205, **1908**.
Pearl and *Surface*, „The Nature of the Stimulus which causes the Shell to be formed on a Birds Egg". — Science, N. S., XXIX, **1909**.
Pearl R. and *F. M. Surface*, „On the Inheritance of the Barred Color Pattern in Poultry". — Arch. f. Entw.-Mech., XXX (Festband für Roux), 1. Teil, 45—61, 1 Fig., Taf. II, III, **1910**.
Peham, „Über Fütterung mit Ovarialsubstanz zum Zwecke der Beeinflussung der Geschlechtsbildung". — Monatsschr. f. Geburtsh. u. Gynäk., XXV, Heft 4, **1907**.
Pelikan E., „Gerichtlich-medizinische Untersuchungen über das Skopzentum in Rußland". — Übers. v. N. Iwanoff, Gießen **1876**. [Lit.]
Pérez J., „Des effects du parasitisme des Stylops sur les apiaires du genre Andrena". — Soc. Linn. Bordeaux, XII, 21—54, 2 ple., **1886**.
Perrin G., „Influence des conditions extérieures sur le développement et la sexualité des prothalles de Polypodiacées". — C. R. Ac. Paris, CXLVII, 433—435, **1908**.

Pfister, Beiträge zur Geburtskunde und Gynäkologie, Heft 3, 4, **1901**.

Pflüger E., „Über die das Geschlecht bestimmenden Ursachen und die Geschlechtsverhältnisse der Frösche". — Arch. f. d. ges. Physiol., XXIX, **1882**.

Pflüger E., „Ob die Entwicklung der sekundären Geschlechtscharaktere vom Nervensystem abhängt?" — Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., CXVI, **1907**.

Philippeaux J. M., „Expériment montrant que les mamelles enlevées sur de jeunes Cochon d'Inde femelles ne se régénèrent point". — C. R., LXXXI, 201, **1875**.

Philippeaux J. M., „Expériences montrant que les mamelons exstirpés sur des jeunes Cochons d'Inde ne se régénerent point". — C. R., LXXXII, 402, 8 févr., **1876**.

Piccoli E., „Sulla rigenerazione parziale della prostata". — Arch. Soc. Med. Torino, XXVI, 253—270, **1900**.

Pick L., „Über Umbildungen am Genitale bei Zwittern". — Arch. f. Gynäk., LXXVI, 1—91, **1905**.

Pictet Arnold, „Influence de l'alimentation et de l'Humidité sur la Variation des Papillons". — Mém. Soc. Physique et d'Hist. Nat. Genève, XXXV, Fasc. 1, 45—127, pl. I—V, **1905**.

Pierce F. N., „Notes on Hybrid Notodonta ziczac-dromedarius". — Entomologist, XXXIX, 123, **1906**.

Pilz, „Biston Pilzii, Hybridus ex Biston hirtarius Cl. ♂ × B. Pomonarius Hb. ♀". — Entom. Zeitschr., Guben, IV, 142, **1890/91**.

Pirche, „Influence de la castration sur le squelette". — Thèse, Lyon **1902**.

Pittard C. R., Ac. Sciences, CXLIX, **1904**.

Pocock, „The Effects of Castration on the Horns of the Prong-buck". — Proc. Zool. Soc., **1905**.

Poehl, „Einwirkung des Spermins auf den Stoffumsatz bei Autointoxikationen". — Zeitschr. f. klin. Med., XXVI, **1894**.

Poll H., „Zur Lehre von den sekundären Sexualcharakteren". — Sitzber. Ges. Nat. Freunde, Nr. 6, 331—358, Taf. VII, VIII, **1909**. [Lit.]

Pollak, „Die antizipierte Klimax und die nächsten Folgen für den Organismus". — Biophysik. Zentralbl., I, Nr. 2/3, **1905/6**.

Poncet, „Influence de la castration sur le développement du squelette". — Congr. Ass. franç. Havre, **1877**.

Popoff M., „Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen". — Arch. f. Protistenkunde, Suppl. I [Festschr. f. R. Hertwig], 43—82, **1907**.

Popoff M., „Die Gametenbildung und die Konjugation von Carchesium polypinum L." — Zeitschr. wiss. Zool., LXXXIX, 477—524, **1908**.

Potts F. A., „The Modification of the Sexual Characters of the Hermit Crab, caused by the Parasite Peltogaster". — Anar. Journ. Micr. Science, I, **1906**.

Potts F. A., „Sexualerscheinungen bei freilebenden Nematoden". — Proc. Cambridge Philos. Soc., XIV, 373—375, **1908**.

Potts F. A., „Some Phenomena Associated with Parasitism". — Parasitology, II, **1909** *a*.

Potts F. A., „Observations on the Changes in the Common Shore Crab caused by Sacculina". — Proc. Cambridge Philos. Soc., XV, **1909** *b*.

Poulton E. B., „Heredity in six families of Papilio dardanus Brown, subsp. cenea Stoll., bred at Durban by G. F. Leigh". — Transact. Ent. Soc. London, 427—446, tb., **1908**.

Pregel, „Zwei weitere ergographische Versuchsreihen". — Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., LXII, **1896**.

Przibram Hans, „Versuche an den Scheren der Winkerkrabbe (Gelasimus)". — Zentralbl. f. Physiol., XXII, Nr. 9, in den Verh. Morph. Physiol. Ges. Wien **1908**.

Przibram Hans, „Experimentalzoologie, III. Band. Phylogenese". — Wien u. Leipzig, F. Deuticke, **1910**. [Lit.]

Puech, „Des Ovaires, de leurs anomalies". — Mém. de la sect. Méd. Ac. de Montpellier, IV, 521. — Paris, Levy, S. 4 ff., 100, 183, **1872**.

Punnett R. C., „Sex determination in Hydatina, with some remarks on parthenogenesis". — Proc. Roy. Soc., B, LXXVIII, 223—231, 1 pl., **1906**.

Quackenbush L. S., „Unisexual broods of Drosophila". — Science, N. S., XXXII, Nr. 814, 183—185, **1910**.

Quain, London med. Times and Gaz., Dec. 15, 29, **1855**; Transact. of the path. soc. London, VII, 271, **1856**.

Raepke W., „Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., XLIV, **1908**.

Regaud Cl. et *Policard*, „Étude comparative du testicule du porc normal impubère et ectopique au point de vue des cellules interstitielles". — C. R. Soc. Biol., avril **1901**.

Regaud Cl., C. R. de l'ass. des Anatomistes, 6me session, p. 54, **1904**.

Regen J., „Kastration und ihre Folgeerscheinungen bei Gryllus campestris L.". — I. Mitt.: Zool. Anz., XXXIV, Nr. 15, 477, 478, **1909**. — II. Mitt.: Ebenda, XXXV, Nr. 14, 15, 427—432, **1910**.

Regen J., „Regeneration der Vorderflügel und des Tonapparates bei Gryllus campestris L.". — Zool. Anz., XXXVIII, Nr. 5/6, 158—159, Berichtigung in Nr. 16, 17, 400, **1911**.

Rendu, „Note sur deux cas de maladie d'Addison avec autopsie". — Bull. Soc. méd. des hôpitaux, 24 février **1896**.

Reuter J., „Ein Beitrag zur Lehre vom Hermaphroditismus". — Verh. phys. med. Ges. Würzburg, N. F., XIX, 13, **1886**.

Rhumbler Ludw., „Über die Abhängigkeit des Geweihwachstums der Hirsche, speziell des Edelhirsches, vom Verlauf der Blutgefäße im Kolbengeweih". — Zeitschr. f. Forst- und Jagdwesen, XLIII, 295—314, **1911**.

Ribbert H., „Über die Regeneration der Mammilla nebst Bemerkungen über ihre Entwicklung". — Arch. mikr. Anat., XXXVII, 139—158, Tf. IX, **1891**.

Ribbert H., „Beiträge zur kompensatorischen Hypertrophie und zur Regeneration". — Arch. f. Entw.-Mech., I, 69—90, Tf. IV, **1894**.

Ribbert H., „Über Transplantation von Ovarium, Hoden und Mamma". — Arch. f. Entw.-Mech., VII, Heft 4, 688—708, **1898**.

Rieger C., „Die Kastration". — Jena, G. Fischer, **1900**. [Lit.]

Ritzema Bos, „Untersuchungen über die Folgen der Zucht in engster Blutverwandtschaft". — Biol. Zentralbl., XIV, **1894**.

Roberts, zit. nach *Bischoff*.

Rörig A., „Welche Beziehungen bestehen zwischen den Reproduktionsorganen der Cerviden und der Geweihbildung derselben?" — Arch. Entw.-Mech., VIII, Nr. 3, 382—447, **1899***a*. [Lit.]

Rörig A., „Über die Wirkung der Kastration von Cervus (Cariacus) mexicanus auf die Schädelbildung". — Arch. Entw.-Mech., VIII, 633—641, 4 Figg., **1899***b*. [Lit.]

Rörig A., „Über Geweihentwicklung und Geweihbildung", I—IV. — Arch. Entw.-Mech., X, 325—644, Taf. V—XIII, **1900**; XI, 65—148, 4 Figg., 225—309, Taf. VII—X, **1901**. [Lit.]

Rörig A., „Das Wachstum des Geweihes von Cervus elaphus, C. barbarus und C. canadiensis". — Arch. Entw.-Mech., XX, 507—536, Taf. XIX, **1906**. [Lit.]

Rörig A., „Gestaltende Korrelationen zwischen abnormer Körperkonstitution der Cerviden u. Geweihbildung derselben". — Arch. Entw.-Mech., XXIII, 1—150, Taf. I—V, **1907**. [Lit.]

Rörig A., „Das Wachstum des Geweihes von Capreolus vulgaris". — Arch. Ent.-Mech., XXV, 423—430, Taf. XVIII, **1908**. [Lit.]

Rörig A., „Über E. Bergstroems Theorie der Bedeutung der Klauendrüse für die Geweihbildung". — Arch. f. Entw.-Mech., XXXI, Nr. 1, 175—187, **1910**.

Rouband, „Traité de l'impuissance et de la stérilité". Paris, II, p. 544, **1855**.

Russo Achille, „Studien über die Bestimmung des weiblichen Geschlechts". — 105 Seiten, 32 Figg., Jena, G. Fischer, **1909**.

Sauerbruch und *Heyde*, „Über Parabiose künstlich vereinigter Warmblüter". — Münchener med. Wochenschr, LV, Nr. 4, Januar **1908**.

Scharfenberg U. v., „Studien und Experimente über die Eibildung und den Generationszyklus von Daphnia magna". — Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., Suppl., **1910**.

Schenk L., „Einfluß auf das Geschlechtsverhältnis". — 2. Aufl., Magdeburg **1898**.

Schenk L., „Lehrbuch der Geschlechtsbestimmung". — Halle **1900**.

Schmankewitsch W. J., „Über das Verhältnis der Artemia salina Miln. Edw. zur Artemia Mühlhausenii Miln. Edw. und dem Genus Branchipus Schaeff.“. Zeitschr. f. wiss. Zool., Suppl. zu XXV, 103—115, **1875**.
Schmidt M., „Nachrichten aus dem Zool. Garten in Frankfurt a. M.“. — Zool. Garten, VI, 101, 103, **1865**, und VII, 47, 61, **1866**.
Schneidemühl G., „Vergl. anat. Unters. üb. d. feineren Bau der Cowperschen Drüsen“. — Deutsche Zeitschr. f. Tiermed. u. vergl. Path., VI. Band.
Schöner Otto, „Die praktische Vorausbestimmung des Geschlechtes beim Menschen“. — 3. Aufl., 168 S., Berlin und Leipzig, Schweizer & Co., **1911**.
Schroeder Chr., „Die Zeichnungs-Variabilität von Abraxas grossulariata L. etc.“ — Allg. Zeitschr. f. Entom., VII, Nr. 6—13, 100 Figg., **1903** *a*.
Schroeder Chr., „Über experimentell erzielte Instinktvariationen“. — Verh. Deutsch. Zool. Ges., 158—166. **1903** *b*.
Schultz Eug., „Über Regeneration von Spinnenfüßen“. — Trav. Soc. Nat. Petersbourg, XXXI, Prot. p. 94, **1898**.
Schultz Eug., „Aus dem Gebiete der Regeneration“. — Zeitschr. f. wiss. Zool., LXVI, 605, 2 Taf., **1899**.
Schultz Eug., „Über Regeneration bei Planarien“. — Trav. Soc. Nat. Petersbourg, Prot. XXXI, 118—119, **1900**.
Schultz Eug., „Aus dem Gebiete der Regeneration. II. Über die Regeneration bei Turbellariern“. — Zeitschr. f. wiss. Zool., LXXII, 1—30, 2 tb., **1902**.
Schultz Eug., „Über Reduktionen. II. Über Hungererscheinungen bei Hydra fusca L.“ — Arch. f. Entw.-Mech., XXI, Nr. 4, 703—726, **1906**.
Schultz Eug., „Über Reduktionen. III. Die Reduktion und Regeneration des abgeschnittenen Kiemenkorbes von Clavellina lepadiformis“. — Arch. f. Entw.-Mech., XXIV, 503—523, tb. XVII, **1907**.
Schultz Walther, „Über Ovarienverpflanzung“. — Monatsschr. f. Geburtsh. u. Gynäk., **1902**.
Schultze Oskar, „Zur Frage der geschlechtsbestimmenden Ursachen“. — Arch. f. mikr. Anat., LXIII, 197—254, Ges. **1903**. [Lit.]
Schultze Oskar, „Das Weib in anthropologischer Betrachtung“. — Nürnberg, Stehers Verlag, **1906**.
Schulze P., „Lepidopterenzwitter als Zeugen für die Artvergangenheit“. — Internat. Entom. Zeitschr., Guben, III, Nr. 38—40, 202—203, 206—207, 212—214, **1909/10**.
Schulze F. E. siehe *Poll.*
Seligmann, „Exhibition of a Skull of a Domestic Sheep which had been Castrated when Young“. — Proc. Zool. Soc., **1906**.
Sellheim H., „Zur Lehre von den sekundären Geschlechtscharakteren“. — Beitr. z. Geburtsh. u. Gynäk., I, Nr. 2, **1898**.
Sellheim H., „Kastration und Knochenwachstum“. — Beitr. z. Geburtsh. u. Gynäk., II, Nr. 2, **1899**.
Sellheim H., „Kastration und sekundäre Geschlechtscharaktere“. — Beitr. z. Geburtsh. u. Gynäk., V, Nr. 3, 409, **1901**. [Lit.]
Sellheim, „Die Physiologie der weiblichen Genitalien“ in Nagels Handb. d. Phys. d. Menschen, II, Braunschweig **1906**. [Lit.]
Sélys-Longchamps, „Recapitulation des hybrides observés dans la famille des Anatides“. — Bull. Ac. Bruxelles, XII, 2me partie, 335—355, **1845**. [Lit.]
Semon Rich., „Die Mneme“. — 3. Aufl., Leipzig, W. Engelmann, **1911**.
Semper, „Reisen im Archipel der Philippinen“. — II. Teil, I. Holothurien, S. 200, Wiesbaden **1868**.
Serralach et *Pares*, „Quelques données sur la physiologie de la prostate et du testicule“. — C. R. Soc. Biol., LXIII, 790, **1907**.
Silvestri J., „Kastration und Krampfgifte (Strychnin und Tetanustoxin)“. — Gaz. degli osped., Nr. 65, **1910**.
Simmonds M., „Über die Einwirkung von Röntgenstrahlen auf die Hoden“. — Fortschritte auf dem Gebiete der Röntgenstr., XIV, **1909/10**.

Shattock and *Seligmann*, „Observations upon the Acquirement of Secondary Sexual Characters indicating the Formation of an Internal Secretion by the Testicle". — Proc. Roy. Soc., LXXIII, **1904**.

Shattock and *Seligmann*, Transact. Pathol. Society, XLVI, **1905**.

Sherrington, „The Integrative Action of the Nervous System". — London **1906**.

Shortt J., „The Kojahs of southern India". — Journ. Anthrop. Inst. London, II, 402, **1873**.

Shull A. F., „Artificial production of the Parthenogenetic and Sexual phases of the life Cycle of Hydatina senta". — Am. Nat., XLIV, 146—150, **1910**.

Shull A. F., „Studies on the life Cycle of Hydatina senta", I., II. — Journ. Exp. Zool., VIII, Nr. 3, 311—354, **1910** *b*; X, Nr. 2, 117—166, **1911**.

Smith F., „Veterinary Physiologie", 3nd Édition, London **1907**. [Lit.]

Smith G., „Rhizozephala". Flora und Fauna des Golfes von Neapel, XXIX, Monographie, **1906**.

Smith G., „Mr. J. T. Cunningham on the Heredity of Secondary Sexual Characters". — Arch. f. Entw.-Mech., XXVII, 2. Heft, 258—265, **1909**.

Smith G., „Studies in the Experimental Analysis of Sex" (Part 1, 2). — Quart. Journ. Micr. Sc., LIV, Nr. 4, 577—604, **1910** *a*.

Smith G., „Studies in the Experimental Analysis of Sex (Part 3 and 4)". — Quart. Journ. Micr. Sc., LV, Nr. 2, 225—240, 1 pl., **1910** *b*.

Smith G., „Studies in the Experimental Analysis of Sex" (Part 5). — Quart. Journ. Micr. Sc., LVI, Nr. 3, 591—612, **1911**.

Smith G., „Studies in the Experimental Analysis of Sex (Part 6): On the Cause of the Fluctuations of the Fowl's Comb". — Quart. Journ. Micr. Sc., LVII, Nr. 1, 45—51, **1911** *b*.

Sokoloff, „Über den Einfluß der Ovarienexstirpation auf Strukturveränderungen des Uterus". — Arch. f. Gynäk., LI, **1896**.

Sollas J. B. J., „Note on Parasitic Castration in the Earthworm Lumbricus herculens". — Annals and Mag. of Nat. Hist., VII, Nr. 40, 335—337, **1911**.

Standfuß M., Biston hybridus Pilzii m. ♂". — Entom. Zeitschr., Guben, V, 109, **1891/92**.

Standfuß M., „Hybridae e copula Saturnia pavonia L. ♂, pyri Schiff. ♀". — Internat. Entom. Zeitschr., Guben, Nr. 2, 9, **1892**.

Standfuß M., „Handbuch der paläarktischen Großschmetterlinge". — 2. Aufl., Jena, G. Fischer, **1896**. [Lit.]

Standfuß M., „Experimentelle zoologische Studien". — Neue Denkschr. d. allg. Schweiz. Ges. f. d. ges. Naturwiss., XXXVI, 1—40, 5 Taf., **1898**.

Staples-Browne Richard, „Note on the heredity in Pigions". — Proc. Zool. Soc. London, II, 550, **1905**.

Starling, „The Chemical Coordination of the Activities of the Body". — Science Progress, I, April **1907**.

Steinach E., „Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der männlichen Geschlechtsorgane. I—III". Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., LVI, 304—338, **1894**.

Steinach E., „Geschlechtstrieb und echt sekundäre Geschlechtsmerkmale als Folge der innersekretorischen Funktion der Keimdrüsen. I—III". — Zentralbl. f. Physiol., XXIV, Nr. 13, **1910**.

Steinach E., „Umstimmung des Geschlechtscharakters bei Säugetieren durch Austausch der Pubertätsdrüsen". — Zentralbl. f. Physiol., XXV, Nr. 17, **1911**.

Steinach E., „Willkürliche Umwandlung von Säugetier-Männchen in Tiere mit ausgeprägt weiblichen Charakteren und weiblicher Psyche". — *Pflügers* Arch. f. d. ges. Physiol., CXLIV, 71—108, Taf. III—VIII, **1912**.

Stevens N. M., „Notes on Regeneration in Planaria lugubris". — Arch. f. Entw.-Mech., XIII, 396—409, 1 pl., 2 Figg., **1901**.

Stevens N. M., „A Study of the Germ Cells of Aphis rosae and Aphis oenotherae". — Journ. Exp. Zool., II, **1904**.

Stevens N. M., „Studies on the Germ Cells of Aphids". — Carnegie Inst., **1906**.

Stevens N. M., „An Unpaired Chromosome in the Aphids". — Journ. Exp. Morph., VI, **1909**.

Stevens N. M., „Further Studies on Heterochromosomes in Mosquitoes". — Biol. Bull., XX, Nr. 2, 109—120, 30 Figg., **1911*a***.
Stevens N. M., „Preliminary Note on Heterochromosomes in the Guinea-pig". — Biol. Bull., XX, Nr. 2, 121—122, 5 Figg., **1911*b***.
Stieda, „Beitrag zur histol. Kenntnis der sog. Gynäkomasten". — Bruns Beiträge zur klin. Chirurgie, XIX, Heft 1.
Strasburger Ed., „Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechtes, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung". — Jena, G. Fischer, **1909**. [Lit.]
Straßmann, „Lehrbuch der gerichtlichen Medizin", **1895**. [Lit.]
Strohl Hans, „Die Biologie von Polyphemus pediculus und die Generationszyklen der Cladoceren". — Zool. Anz., XXXII, **1907**.
Strohl Hans, „Polyphemusbiologie, Cladocereneier und Kernplasmarelation". — Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., I, 821—832, **1908**. [Lit.]
Stuckmann, „Experimentelle und histologische Untersuchungen über die Regeneration der weiblichen Mammilla". — Dissertation, Bonn **1889**.
Tandler J., „Über den Einfluß der innersekretorischen Anteile der Geschlechtsdrüsen auf die äußere Erscheinung des Menschen". — Wiener klin. Wochenschr., XXIII, Nr. 13, **1910*a***.
Tandler J., „Über den Einfluß der Geschlechtsdrüsen auf die Geweihbildung bei Renntieren". — Anzeiger Ak. Wiss. Wien, Nr. XVI, 252, **1910*b***.
Tandler J. und *S. Grosz*, „Über den Einfluß der Kastration auf den Organismus". — Wiener klin. Wochenschr., Nr. 50, Prot. k. k. Ges. d. Ärzte, **1907**.
Tandler J. und *S. Grosz*, „Untersuchungen an Skopzen". — Wiener klin. Wochenschr., XXI, Nr. 9, **1908*a***.
Tandler J. und *S. Grosz*, „Über die Geweihbildung beim weiblichen Hirschfötus". — Zentralbl. f. Physiol., XXI, Nr. 23, 785, 786, **1908*b***.
Tandler J. und *S. Grosz*, „Über den Einfluß der Kastration auf den Organismus. I. Beschreibung eines Eunuchenskeletts". — Arch. f. Entw.-Mech., XXVII, Nr. 1, 35—61, **1909**.
Tandler J. und *S. Grosz*, „Über den Einfluß der Kastration auf den Organismus. II. Die Skopzen". — Arch. f. Entw.-Mech., XXX (Festband für Roux), 2. Teil, Taf. XIII, 236—253, **1910*a***.
Tandler J. und *S. Grosz*, „Über den Einfluß der Kastration auf den Organismus. III. Die Eunuchoide". — Arch. f. Entw.-Mech., XXIX, Nr. 22, Taf. VIII—X, 290—324, **1910*b***. [Lit.]
Tandler J. und *S. Grosz*, „Über den Saisondimorphismus des Maulwurfshodens". — Arch. f. Entw.-Mech., XXXIII, Heft 1/2, 297—302, Taf. XVI, **1911**.
Tandler J. und *K. Keller*, „Über die Körperform des weiblichen Kastraten beim Rind". — Zentralbl. f. Physiol., XXIII, Nr. 26, 1036—1037, **1909**.
Tandler J. und *K. Keller*, „Über den Einfluß der Kastration auf den Organismus. IV. Die Körperform der weiblichen Frühkastraten des Rindes". — Arch. f. Entw.-Mech., XXXI, Nr. 2, 289—306, 1 Fig., 3 Tab., Taf. XI, **1910**. [Lit.]
Tegetmeier W. B., „Wild-bred hybrid Pheasants between Phasianus colchicus and Euplocamus nycthemerus". — Proc. Zool. Soc., London 317, **1875**.
Thomsen E., „Die Differenzierung des Geschlechts und das Verhältnis der Geschlechter beim Hühnchen". — Arch. f. Entw.-Mech., XXXI, Nr. 3, 512—530, 7 Tab., 2 Taf., **1911**.
Thumm Joh., „Geschlechtsbestimmung bei Süßwasserfischen". — Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., I, 419—421, **1908**.
Tichomirow A. und *Lorenz*, Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou, p. 333, **1894**.
Tournés G., „Les eunuques en Égypte". — Genève, Vaney, **1869**.
Tourneux, „Hermaphroditisme de la glande génitale chez la taupe femelle adulte etc." — C. R. assoc. anat., VI. Sess., 49—53, Toulouse **1904**.
Tower W. L., „An Investigation of Evolution in Chrysomelid Beetles of the Genus Leptinotarsa". — Washington, Papers of the Station for Exp. Evolution, Nr. 4, **1906**.

Tower W. L., „The Determination of Dominance etc.“ — Biol. Bull., XVIII, Nr. 6, 285—352, 8 pl., **1910**.

Treat M., „Controlling Sex in Butterflies“. — Amer. Natur., VII, **1873**, und Journ. of Hyg. and Herald of Health, Nr. 5, New York **1898**.

Trostorff, „Experimentelle und histologische Untersuchungen über die kompensatorische Hypertrophie der Mammae“. — Dissertation, Bonn **1888**.

Tschermak A. v., „Über den Einfluß der Bastardierung auf Form, Farbe und Zeichnung von Kanarieneiern“. — Biol. Cbl., XXX, Nr. 19, 641—646, **1910**.

Tschermak E. v., „Über den Einfluß der Bestäubung auf die Ausbildung der Fruchthüllen“. — Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Heft 2, **1902**.

Tschermak E. v., „Besitzt der Verwandtschaftsgrad der gekreuzten Tiere einen Einfluß auf die Milchsekretion bei Kühen?“ — Fühlings Landwirtschaftl. Ztg., LVI, Heft 20, **1907**.

Tutt J. W., „A Natural History of the British Lepidoptera“. — V. Bd., London, bei Swan, Sonnenschein & Co., Berlin bei Friedländer & Sohn, **1906**.

Twist E. D., „The physiological conditions for the development of monoecious prothallia in Onoclea struthiopteris“. — Bot. Gazette, XLIX, Nr. 3, 215—219, **1910**.

Ubisch L. v., „Über Flügelregeneration beim Schwammspinner, Lymantria dispae“. — Arch. f. Entw.-Mech., XXXI, Heft 4, 637—653, 14 Figg., Taf. XXVI, **1911**.

Valette La, A. v. St. George, „Zwitterbildung beim Wassermolch“. — Arch. f. mikr. Anat., XLV, **1875**.

Velde van der, „Über den Zusammenhang zwischen Ovarialfunktion, Wellenbewegung und Menstrualblutung“. — Jena **1905**.

Vilmont J., „Traité de Phrénologie humaine et comparée“. — 2 vol. et Atlas, Paris **1835**.

Virchow, Gesammelte Abh. z. wiss. Medizin, bes. S. 747, **1862**.

Volet M., „Laktation einer kastrierten Kuh“. — Deutsche Landwirtsch. Tierzucht, VIII, Nr. 25, **1904**.

Wagner Paul, „Über die Kastration und die Unterbindung der Vasa deferentia bei Prostatahypertrophie“. — Schmidts Jahrbücher der ges. Medizin, CCLI, S. 198 [Lit.]

Wagner R., „Mitteilung einer einfachen Methode zu Versuchen über die Veränderung tierischer Gewebe in morphologischer und chemischer Beziehung“. — Göttinger Nachrichten, Nr. 8, **1851**.

Wailly A., „On three hybrid silk-moths, hybridised and bred in North-America“. — Entomologist, XXVI, 173, **1893**.

Waldeyer, „Eierstock und Ei“. — Leipzig **1870**. [Lit.]

Walker C. E., „Experimental Injection of Testicular Fluid etc.“ — Johns Hopkins Hosp. Bull., XI, **1900**.

Walker C. E., „The Influence of the Testis upon the Secondary Sexual Characters of Fowls“. — Proc. Roy. Soc. Med., I, **1908**.

Wallace C., „Prostatic Enlargement.“ — London **1907**. [Lit.]

Wallart, „Über das Verhalten der interstitiellen Eierstockdrüse bei Osteomalacia“. — Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäk., LXI, **1908**.

Weber Max, „Über einen Fall von Hermaphroditismus bei Fringilla coelebs“. — Zool. Anz., XIII, 508, **1890**.

Weismann Aug., „Beiträge zur Naturgeschichte der Daphniden“. — Leipzig **1876—79**.

Weismann Aug., „Über die Parthenogenese der Bienen“. — Anat. Anz., XVIII, 492, **1900**.

Wenke K., „Anatomie eines Argynnis paphia-Zwitters“. — Zeitschr. f. wiss. Zool., LXXX, 94—138, **1906**.

Werner F., „Über sekundäre Geschlechtsunterschiede bei Reptilien“. — Biol. Zentralbl., XV, Nr. 4, 125—140, **1895**.

Westwood J. O., „On a Hybrid Smerinthus, with Remarks on Hybridism in General“. — Trans. Ent. Soc.. III, 195, pl. XI, Figg. 1, **1841—1843**.

Wheeler W. M., „The effects of parasitic and other kinds of castration in insects“. — Journ. Exp. Zool., VIII, Nr. 4, 8 Fig., 377—439, **1910**. [Lit.]

Whithney D. D., „The Influence of External Factors in Causing the Development of Sexual Organs in Hydra viridis“. — Arch. f. Entw.-Mech., XXIV, 524—537, **1907**.

Whitney D. D., „Determination of Sex in Hydatina senta“. — Journ. Exp. Zool., V, 1—26, **1908**.

Whitney D. D., „Observations on the Maturation Stages of the Parthenogenetic and Sexual Eggs of Hydatina senta“. — Journ. Exp. Zool., VI, 137—146, **1909**.

Whitney D. D., „The influence of External conditions upon the life cycle of Hydatina senta“. — Science, N. S., XXXII, 345—349, **1910**.

Wilson E. B., „Studies on Chromosomes“, I—V. — Journ. Exp. Zool., II—VII, **1905—1909**.

Wilson E. B., „Recent Researches on the Determination and Heredity of Sex“. — Science, XXIX, **1909** *a*.

Wilson E. B., „The Female Chromosome Groups in Syromastes and Pyrrhocoris“. — Biol. Bull., XVI, **1909** *b*.

Wilson E. B., „The Chromosomes in Relation to the Determination of Sex“. — Science Progress, IV, Nr. 16, 570—592, **1910**. [Lit.]

Wilson E. B., „The Sex Chromosomes“. — Arch. mikr. Anat., LXXVII, 249—271, **1911**.

Woltereck R., „Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden“. — Verh. Deutsch. Zool. Ges., 110—172, **1909**.

Woltereck R., „Über Veränderungen der Sexualität im Zusammenhang mit Körpervariationen“. — Vortrag VIII. Internat. Zoologenkongreß, Graz **1910**.

Woltereck R., „Veränderung der Sexualität bei Daphniden“. — Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., IV, Nr. 1/2, 91—128, **1911** *a*. [Lit.]

Woltereck R., „Beitrag zur Analyse der ›Vererbung erworbener Eigenschaften‹: Transmutation und Präinduktion bei Daphnia“. — Verh. Deutsch. Zool. Ges., 142—172, **1911** *b*.

Wolterstorff Willy, „Die geographische Verbreitung der altweltlichen Urodelen“. — Verh. V. internat. Zool.-Kongr., Berlin 1901; Jena, G. Fischer, **1902**.

Wolterstorff Willy, „Über Triton Blasii de l'Isle und den experimentellen Nachweis seiner Bastardnatur“. — Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., XIX, 647—661, **1903**; ferner Arbeiten über dasselbe Thema Zool. Anz., XXVI, 697, **1903**; XXVIII, 82, **1904**; C. R. du 6. Congrès intern. de Zool., session de Berne, 255—258, **1904**; Wochenschrift f. Äqu.- u. Terr.-Kde., **1906**.

Woods F. A., „The Non-Inheritance of Sex in Man.“ — Biometrica, V, 73—78, **1906**.

Wrigth, „The New Book of Poultry“. — London **1902**.

Yamaguchi, Klin. Monatsbl. f. Augenheilk., Beilagenheft 180, **1903**.

Yarell, Philosoph. Transact. Roy. soc. London, Part 1, p. 273, **1827**.

Youatt, „Cattle“. — London **1835**. [Lit.]

Yung E., „De l'influence de la nature des aliments sur la sexualité“. — C. R. Ac. Sciences Paris, XCIII, 854, **1881**.

Zak, „Über Hypophysistumoren“. — Wiener klin. Rdsch., **1904**.

Ziegler H. E., „Die Vererbungslehre in der Biologie“. — 74 Seiten, 2 Tafeln, 9 Textfigg. — Jena, G. Fischer, **1905**. [Lit.]

Zobel, „Einfluß der Geschlechtsdrüsen auf Körperform und Gestaltung der Hörner beim Rinde; gleichzeitig ein Beitrag zur Diagnose der Unfruchtbarkeit bei der Kuh“. — Deutsche Landw. Tierzucht, VII, Nr. 45, **1903**.

Zoth, „Zwei ergographische Versuchsreihen über die Wirkung orchitischen Extraktes“. — Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., LXII, **1896**.

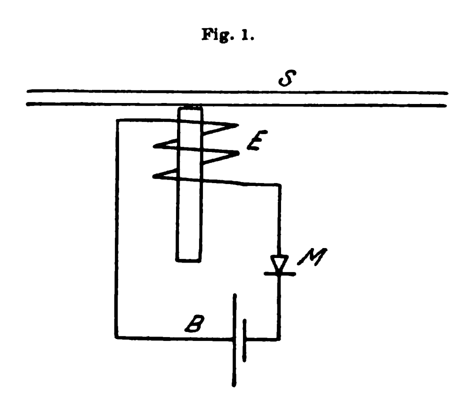
Zuntz, „Gaswechsel bei kastrierten Frauen“. — Verh. d. Gynäkol. Ges. Berlin **1904** und Deutsch. Zeitschr. f. Chirurgie, **1908**.

Das Telegraphon.

Von **Gustav Eichhorn**, Zürich.

Zunächst sei das Prinzip der von *Valdemar Poulsen* erdachten Vorrichtung, die durch das Schema der Fig. 1 veranschaulicht wird, erläutert. Ein Stahldraht [1]) wird mit gleichmäßiger Geschwindigkeit über einen kleinen Elektromagneten vorbeigezogen, so daß ein Pol desselben an dem Stahldraht entlang gleitet, während gleichzeitig durch die Wicklung des Elektromagneten Sprechströme gesendet werden. Zu letzterem Zwecke ist die Wicklung des Elektromagneten *E* mit einer Batterie *B* und einem Mikrophon *M* verbunden. Der vom Elektromagneten im Stahldraht induzierte Magnetismus variiert dann in Übereinstimmung mit diesen Mikrophon-Sprechströmen, und längs des Stahldrahtes verbleibt eine mit den wirksam gewesenen Schallwellen übereinstimmende charakteristische Magnetisierung. Mit Hilfe eines Telephons, das mit dem Elektromagneten für sich verbunden wird, kann man dann die Anwesenheit dieser Lautschrift konstatieren bzw. die ursprünglichen Töne und Laute wieder abhören, indem man den Stahldraht aufs neue an dem Elektromagneten vorbeiführt; wie bei einer kleinen magnet-elektrischen Maschine werden dadurch in der Wicklung schwankende Ströme induziert, die das Telephon zum Sprechen bringen, und zwar läßt sich selbstredend eine auf diese Weise magnetisch fixierte Rede beliebig oft reproduzieren.[2]) Wünscht man die Lautschrift vom Draht zu ent-

Fig. 1.



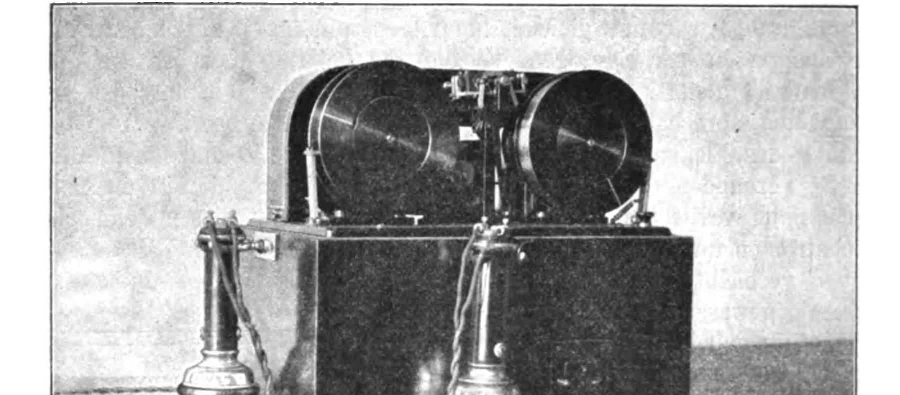
[1]) Als Schriftboden sind auch Stahlzylinder und Stahlplatten mit guten Resultaten verwendet worden.

[2]) Diese Lautschrift ist permanent; wie Herr *Poulsen* mir mitteilte, wurde bei einer Untersuchung nach 10.000 Reproduktionen noch keine Abschwächung konstatiert. Bedeutungsvoll ist auch die immaterielle Natur der Lautschrift, die nicht wie bei den gewöhnlichen Phonographen der mechanischen Zerstörbarkeit ausgesetzt ist.

fernen, so braucht man nur den Elektromagnet mit einer Batterie zu verbinden und so den Stahldraht, während er entlang gleitet, kräftig gleichmäßig zu magnetisieren.

Nach einem von dem Mitarbeiter Dr. *Poulsens* Herrn Prof. *Pedersen* angegebenen Verfahren kann man sogar denselben Gesprächsträger gleichseitig zwei verschiedene Gespräche aufnehmen lassen, die einzeln abgehört werden können. Erst wird das eine Gespräch mittelst eines zweipoligen Elektromagnets aufgezeichnet, dessen zwei Drahtrollen untereinander so verbunden werden, daß die sprechenden Pole ungleichnamig sind. Wenn die Drahtrollen hierauf so miteinander verbunden werden, daß die Pole gleichnamig sind, so wird das Gespräch nicht gehört werden können. Man kann nunmehr das andere Gespräch niederschreiben. Die respektiven Ge-

Fig. 2.



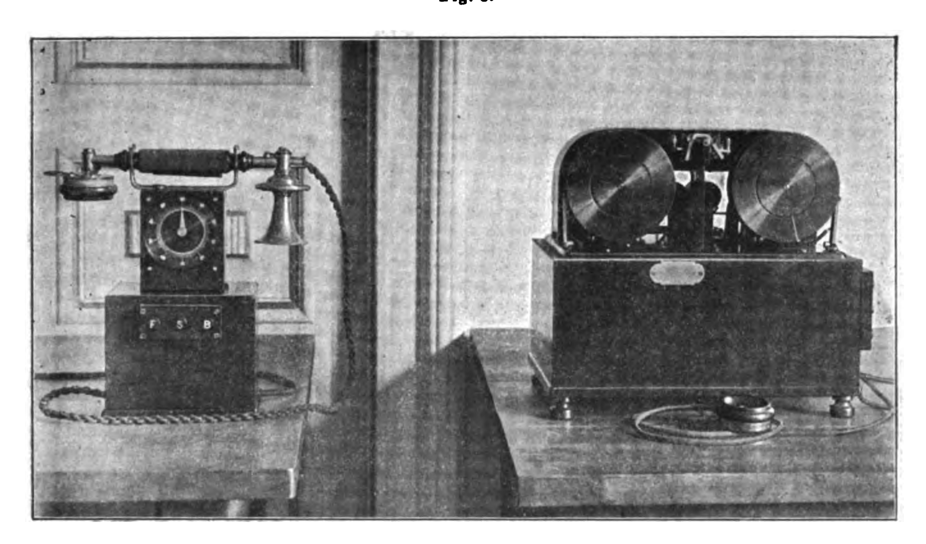
spräche treten nun getrennt hervor, wenn jedesmal beim Abhören die Verbindung der Drahtrollen dieselbe ist, wie sie beim Niederschreiben war.

Wir wenden uns nunmehr zu den neuesten Ausführungsformen. Fig. 2 veranschaulicht das Telegraphon zur Verbindung mit dem Telephon. Die vorne sichtbaren Spulen dienen zur Aufnahme von etwa 5000 *m* Klaviersaitendraht von 0·25 *mm* Dicke und ein kleiner im Innern des Kastens angebrachter Elektromotor treibt immer die aufwickelnde Spule an, so daß der Draht während des Laufes straff gehalten wird. Vorwärtslauf, Rücklauf und Anhalten des Apparates werden durch ein Relais gesteuert. Beim „Anhalten" legt sich noch ein Bremsklotz gegen die abwickelnde Spule.

Zum Gebrauch des Apparates wird die mit Draht bewickelte Spule in die linke Patrone eingelegt; das eine Ende des Drahtes klemmt man

dann vermittelst einer Feder in die rechte Spule fest und legt ihn in die Magnetanordnung. Letztere besteht abgesehen von einer Drahtführung aus 4 kleinen Elektromagneten, von denen die beiden ersten Löschmagnete sind, um den Draht von alten Aufzeichnungen zu reinigen, während die beiden anderen zum „Niederschreiben“ dienen. Wenn der Apparat Telephonbescheide automatisch aufnehmen soll, so bereitet man für ihn den Anschluß und hängt die Telephonhörer in die Gabeln. Beim Anruf setzt sich dann der Apparat automatisch in Gang und läuft 1 Minute lang; durch einen neuen Anruf läßt man ihn aufs neue funktionieren, im ganzen 10mal, da der Draht etwa 10 Minuten braucht, um von der einen Spule auf die andere zu laufen. Automatische brummende Geräusche zeigen dem Anrufenden das Anlaufen und Anhalten des Apparates kurz vorher an. Wenn man das


Fig. 3.



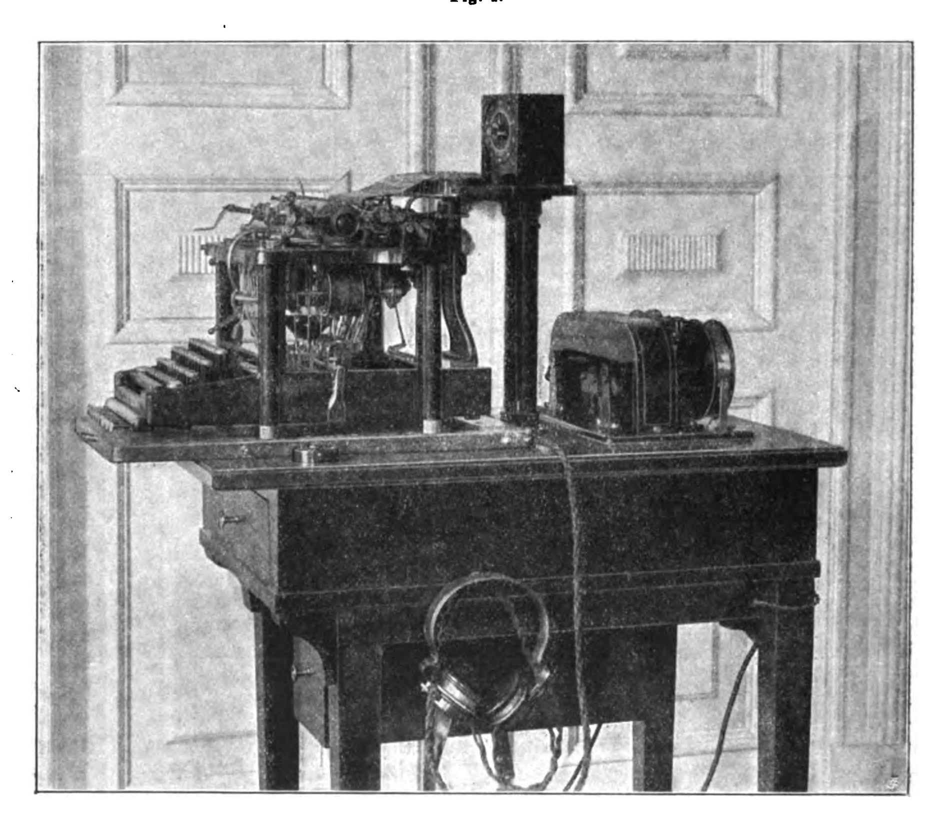
Gespräch abhören will, so läßt man den Draht erst zurücklaufen und hört hierauf mit den beiden Telephonen, indem der Apparat jetzt vermittelst bestimmter Kontakte gesteuert wird. — Die vollständige Einrichtung für den Diktatgebrauch besteht aus einem Telephonapparat, in welchen diktiert wird und der das Telegraphon bedient, und einem zweiten Telegraphon, aus dem man das Diktat abhört und auf eine Schreibmaschine überträgt. Auf diese Weise tritt nie ein Aufenthalt ein.

Fig. 3 zeigt das Telephon und Telegraphon zur Aufnahme des Diktates; das erkennbare Zeigerwerk wird elektrisch durch das Telegraphon betrieben und der Zeiger gibt an, an welcher Stelle des Drahtes man sich befindet. Ein Klingelzeichen macht darauf aufmerksam, wenn die Spule ausgewechselt werden muß.

Fig. 4 veranschaulicht die Anordnung, nach welcher das Abschreiben vermittelst der Schreibmaschine vor sich geht. Die Ohren hören das Diktat,

und Augen und Hände bedienen die Schreibmaschine; mit den Füßen kontrolliert man den Gang des Apparates, d. h. vermittelst Pedalkontakte den Vorwärtslauf und das Anhalten; im letzteren Falle läuft sogar der Apparat wieder ein kleines Stück zurück, so daß man wieder in den Zusammenhang kommt, falls man einmal den Faden verloren haben sollte. Den vollständigen Rücklauf löst man durch Druck auf einen Kontaktknopf, der sich auf dem Tisch befindet, aus.

Fig. 4.



Die neuesten großen Apparate mit festen Spulen haben eine Aufnahmefähigkeit von 25 Minuten Zeitdauer.

Da beim Telegraphon alle die mechanischen Hemmungen fehlen, welche die unangenehmen Nebengeräusche der Grammophone miterzeugen, so ist die Wiedergabe der Sprache absolut deutlich und natürlich. Es ist erstaunlich, wie selbst das Atmen während des Sprechens und ein Hineinhauchen klar vom Telegraphon reproduziert werden.

Es erscheint unnötig, auf die vielen Anwendungsmöglichkeiten, die sich aus den idealen Eigenschaften des *Poulsen*schen Telegraphons von

selbst ergeben, noch besonders hinzuweisen, doch sei folgender Bericht aus der Frankfurter Zeitung vom 5. September 1911 wiedergegeben:

„Auf dem letzten Technikerkongreß in Kopenhagen ergaben sich Schwierigkeiten, die gehaltenen Vorträge und Referate aufzuzeichnen, da die Redner sich verschiedener Sprachen bedienten und keine Stenographen zu erlangen waren, die gleichzeitig genügende technische und Sprachkenntnisse hatten, um den Reden und Erörterungen folgen zu können. Man griff daher zu dem von *Poulsen* erfundenen Telegraphon. Es wurden von den Rednern Mikrophone aufgestellt, die durch Leitungen mit zwei in einem benachbarten Raume untergebrachten Telegraphonen verbunden waren. Jede Telegraphonspule enthielt etwa 1000 *m* Stahldraht, der zur Aufnahme einer Rede von 10 Minuten ausreichte. Wenn der Draht des einen Apparates abgelaufen war, wurde der andere eingeschaltet und man hatte so Zeit, den Draht des ersteren auszuwechseln. Die Reden nahmen zusammen 40 Stunden in Anspruch, so daß im ganzen etwa 250 *km* Draht erforderlich waren. Die Wiedergabe jeder von dem Apparat aufgenommenen Rede wurde später einem Ingenieur übertragen, der sowohl sprachkundig war als auch den behandelten Stoff beherrschte. Dieser diktierte die von dem Telegraphon wiedergegebenen Worte einem Stenographen.“

Schließlich möchte ich noch folgenden Gesichtspunkt andeuten. Das eigentliche Wesen des Magnetismus fassen wir als einen rotationell elastischen Zustand im Weltäther auf, wahrscheinlich hervorgerufen durch bewegte Elektronen in den Eisenatomen.

Andrerseits erkennen wir nach der modernen elektrischen Theorie der Materie ihren Aufbau als ein kompliziertes Aggregat von Elektronen; letztere erscheinen uns geradezu als die Verknüpfungspunkte der Materie mit dem Weltäther. Wir können nur beide eng miteinander vergesellschaftet zusammen betrachten und müssen eine Wirkung auf den Weltäther erwarten, wenn Vorgänge in den Atomen sich abspielen. Solche Ätherphänomene dürften also auch auftreten bei den Gedächtnisengrammen[1]) der lebendigen Substanz.

So dürfte es also naheliegen, die, durch direkte Beobachtung unwahrnehmbaren, aber nach Jahrzehnten noch zu reproduzierenden „Engramme“ des *Poulsen*schen Telegraphons zu der „Mneme“ der lebendigen Substanz in Parallele zu setzen bzw. in ihrem Wesen eine gemeinsame Beziehung zu vermuten.

[1]) Ich bediene mich dieser Terminologie aus dem berühmten Werke „Die Mneme“ von Richard Semon (vgl. Bd. 2, S. 1, 1911 der „Fortschritte“).



Der Nahrungsbedarf des erwachsenen Menschen in dessen Beziehung zu der körperlichen Arbeit.

Von **Robert Tigerstedt**, Helsingfors.

Inhalt:

Einleitung 246
I. Der Nahrungsbedarf des Körpers 247
Die Einnahmen 248
Die Ausgaben 252
Beispiel eines Stoffwechselversuches 257
Die calorische Berechnung des Stoffwechsels 259
Das Minimum des Stoffwechsels 262
Der Stoffwechsel beim Hunger 262
Der Stoffwechsel beim nichtarbeitenden erwachsenen Menschen 263
Der Stoffwechsel bei der Muskelarbeit 263
Die Verteilung der Nahrung auf Eiweiß, Fett und Kohlehydrate 269
Die Quelle der Muskelkraft 272
Die Qualität der Kost (die Genußmittel) 273
II. Die Ernährung bei frei gewählter Kost 275
III. Rückblick 288
Der Bedarf an Energie 289
Die Eiweißaufnahme 291
Normalkostmaße 294
Die täglichen Variationen der Nahrungszufuhr 295
Literatur 297

Einleitung.

Seit *Lavoisier* (1777) wissen wir, daß eine Oxydation der im Körper vorhandenen brennbaren Stoffe die Quelle der tierischen Wärme und der vom Körper geleisteten Arbeit darstellt.

Indessen enthält der Körper weder an brennbaren Stoffen noch an dem zu deren Verbrennung notwendigen Sauerstoff unbegrenzte Mengen: um nicht zugrunde zu gehen, muß er daher immer wieder neue Zufuhr von diesen Substanzen erhalten.

Diejenige Zeit, während welcher der Körper, ohne von der umgebenden Luft Sauerstoff aufzunehmen, am Leben bleiben kann, zählt bei den warmblütigen Tieren nur Minuten, denn der Vorrat an Sauerstoff, der in

einem gewissen Augenblick im Körper aufgespeichert ist, ist im Verhältnis zu seinem Bedarf sehr unbedeutend.

Dagegen sind die Reservevorräte des Körpers von brennbaren Stoffen so groß, daß sie, wie die Erfahrung ergeben hat, bei einem wohl ernährten, erwachsenen und kräftigen Menschen vermögen, den Bedarf des Körpers mehrere Wochen lang zu decken. In diesem Falle lebt der Körper auf Kosten seiner eigenen Masse, welche dabei, wie selbstverständlich, ununterbrochen abnimmt. Indessen tritt endlich die Zeit ein, wo das dem Körper zur Verfügung stehende Brennmaterial nicht mehr ausreicht, um die für das Bewahren des Lebens wichtigsten Verrichtungen zu unterhalten, und dann tritt der Hungertod unter Symptomen der stärksten körperlichen Schwäche ein.

Das Brennmaterial, welches der Körper bei seinem Lebensprozeß verbraucht, wird durch die in der Kost enthaltenen organischen Nahrungsstoffe ersetzt.

Diese Substanzen, welche hinsichtlich ihrer chemischen Beschaffenheit mit den im Körper beim Hunger zugrunde gehenden Stoffen nahe übereinstimmen, lassen sich in folgende drei Hauptgruppen einteilen:

1. Eiweißstoffe;
2. Fette;
3. Kohlehydrate, d. h. Stärke und Zucker.

Außer den organischen Nahrungsstoffen braucht der Körper in seiner Kost noch gewisse mineralische Salze, welche teils wichtige Bestandteile der Gewebe des Körpers bilden, teils für den Unterhalt und die Regulierung der osmotischen Spannung in den Körperflüssigkeiten von großer Bedeutung sind.

Wenn die Kost sonst auch nur einigermaßen, qualitativ und quantitativ, befriedigend ist, enthält sie, in der Regel wenigstens, diese Bestandteile in genügender Menge. Auf Grund dessen und weil eine nähere Erörterung der mineralischen Salze einen viel zu großen Raum erfordern würde, werde ich sie hier nicht näher besprechen.

Endlich muß die Kost auch vermögen, die Eßlust in genügendem Grade anzuregen, denn sonst kann es gar zu leicht eintreffen, daß die Nahrungsaufnahme im Verhältnis zum wirklichen Bedarf des Körpers zu gering wird.

Wir haben daher sowohl den quantitativen Bedarf an Nahrung als auch die Anforderungen auf die Qualität der Kost zu untersuchen.

I. Der Nahrungsbedarf des Körpers.

Der Nahrungsbedarf eines erwachsenen, gesunden Menschen wird durch diejenige Menge der verschiedenen Nahrungsstoffe ausgedrückt, die notwendig und zureichend ist, um seinen Körper im stofflichen Gleichgewicht zu erhalten, d. h. die vermag, die daselbst stattfindende Verbrennung zu unterhalten, ohne daß der Körper dabei etwas von seiner eigenen Masse verliert.

Bei einem Menschen im schlechten Nahrungszustande oder bei einem Menschen, dessen Körper wegen einer stattgefundenen Krankheit weniger kräftig geworden ist, ist der Nahrungsbedarf etwas größer, denn hier muß die Kost, ganz wie bei dem wachsenden Kinde, einen Überschuß an Nahrungsstoffen enthalten, ohne welchen der Zuwachs des Körpers und der Organmasse natürlich nicht möglich ist.

Nur durch direkte Versuche und Beobachtungen können wir den Nahrungsbedarf des Menschen zahlenmäßig ausdrücken.

Die sicherste Methode bei solchen Untersuchungen ist die Feststellung der Bilanz aller Einnahmen und Ausgaben des Körpers, und es empfiehlt sich daher, die hierbei benutzten Versuchsweisen hier kurz zu besprechen.

Die Einnahmen.

Die einzelnen Nahrungsstoffe werden nicht als solche verzehrt, sondern in den Nahrungsmitteln und den aus diesen dargestellten Speisen genossen. Um die Einnahmen des Körpers kennen zu lernen, muß man daher in erster Linie die chemische Zusammensetzung der vom Individuum aufgenommenen Nahrungsmittel und Speisen bestimmen.

Es liegt eine außerordentlich große Menge Analysen der verschiedensten Nahrungsmittel vor, und diese sowie die aus denselben berechneten Mittelwerte sind in leicht zugänglichen Arbeiten, vor allem in dem monumentalen Werk von *König,* übersichtlich zusammengestellt. Es begegnet daher keiner Schwierigkeit, sich über die Zusammensetzung eines gewissen Nahrungsmittels schnell zu orientieren.

Schwieriger ist es, die chemische Zusammensetzung bei den in der Regel aus mehreren verschiedenen Nahrungsmitteln hergestellten Speisen zu berechnen, und selbst in bezug auf Speisen, die aus einem einzigen Nahrungsmittel bestehen, macht sich der Übelstand geltend, daß ihr Wassergehalt bei der Zubereitung entweder zu- oder abnimmt und nur in einzelnen Fällen unverändert bleibt.

Wenn man aber vor der Zubereitung die einzelnen Rohwaren wägt, kann man die chemische Zusammensetzung derselben als Grund der Berechnung der Zusammensetzung der fertigen, aus einem oder mehreren einzelnen Nahrungsmitteln hergestellten Speise benutzen.

Es leuchtet ohne weiteres ein, daß hierbei Fehler größeren oder kleineren Umfanges entstehen müssen, denn die tatsächliche Zusammensetzung der einzelnen Nahrungsmittel schwankt innerhalb nicht ganz enger Grenzen.

Da indessen selbst der ärmste Mensch seine Kost aus mehreren verschiedenen Nahrungsmitteln und Speisen zusammensetzt, würde man sich von vornherein vorstellen können, daß die bei der Anwendung der Durchschnittszahlen gemachten Fehler nicht sämtlich in der gleichen Richtung gehen sollten; vielmehr scheint alles dafür zu sprechen, daß sie einander wesentlich kompensieren. Ist z. B. das Eiweiß in einem gewissen Nahrungsmittel zu hoch berechnet, so wird es dagegen aller Wahrscheinlichkeit nach in einem anderen zu niedrig geschätzt usw.

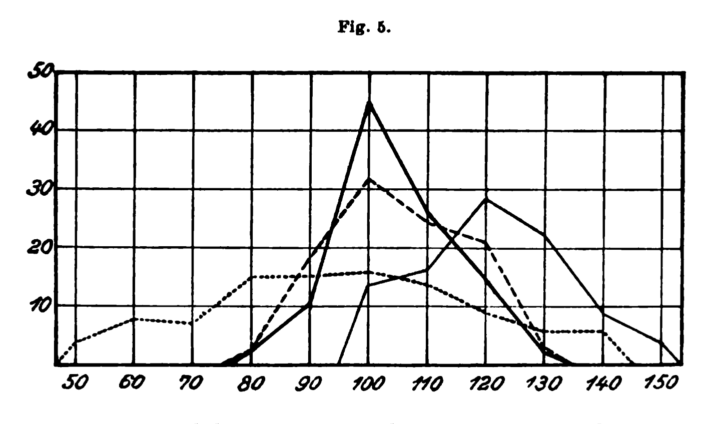
Wenn die Beobachtungsdauer genügend lang ist, wird daher der durchschnittliche Wert für die Aufnahme der einzelnen Nahrungsstoffe ziemlich exakt sein müssen.

Diese Erwägungen setzen aber voraus, daß kein einzelnes Nahrungsmittel in so großer Menge genossen wird, daß es in der Kost eine zu dominierende Stellung bekommt, denn in diesem Falle kann ja die erwähnte Kompensation nicht zustande gebracht werden.

Dies trifft indessen in vielen Fällen zu und unsere Angaben über die Nahrungsaufnahme können daher, insofern sie sich auf Berechnungen nach den Mittelzahlen stützen, nicht Anspruch auf eine besonders große Genauigkeit erheben.

Als Beweis dafür weise ich auf die von *Sundström* gelegentlich einer Untersuchung über die Ernährung der Landbevölkerung in Finnland gemachten Erfahrungen hin. Bei dieser Untersuchung wurde die Kost teils direkt analysiert, teils nach den vorliegenden Mittelwerten berechnet. Im Durchschnitt betrug die berechnete Eiweißmenge 121%, die berechnete Fettmenge 95 und die berechnete Kohlehydratmenge 105% der direkt gefundenen.

Fig. 5.



Berechnete und durch Analyse gefundene Zusammensetzung der Kost nach *Sundström*. ——— Eiweiß, ········ Fett, — — — Kohlehydrate. ━━━ Calorien.

Nähere Aufschlüsse liefert das in Fig. 5 aufgenommene Diagramm. Die Abszisse gibt die Größe der berechneten Menge von Eiweiß, Fett und Kohlehydraten in Prozenten der gefundenen an; die Ordinaten, in wieviel Prozent aller 84 Fälle die in der Abszisse angegebenen Prozentzahlen vorgekommen sind.

Aus der Figur ist ersichtlich, daß eine vollständige Übereinstimmung für das Eiweiß in 14%, für das Fett in 14% und für die Kohlehydrate in 31% stattgefunden hat, sowie daß die maximalen Abweichungen beim Eiweiß etwa zwischen 95 und 150, beim Fett zwischen 50 und 140 und bei den Kohlehydraten zwischen 80 und 130% liegen.

Daraus folgt, daß man bei jeder Untersuchung über die Größe der Nahrungsaufnahme, welche wesentliche Ansprüche auf Genauigkeit erheben will, gezwungen ist, die genossene Nahrung direkt zu analysieren; hierbei kann man, je nach dem Zweck der Untersuchung, entweder jede Speise

und jedes Nahrungsmittel an und für sich oder auch Generalproben aus der während der ganzen Beobachtungsdauer genossenen Kost untersuchen (vgl. unten).

Die Schwierigkeit bei der Feststellung der Einnahmen liegt aber nicht allein in den dazu notwendigen zahlreichen Analysen, sondern auch in der exakten Bestimmung derjenigen Menge der verschiedenen Nahrungsmittel und Speisen, die von der Versuchsperson wirklich genossen wird.

Zu diesem Zwecke muß alles, was die Versuchsperson verzehrt, genau gewogen, und von allen Nahrungsmitteln und Speisen Proben zur Analyse entnommen werden.

Wenn der Versuch eine längere Zeit dauert und nicht bezweckt, die täglichen Variationen der Nahrungsaufnahme, sondern nur das durchschnittliche Kostmaß der Versuchsperson festzustellen, kann man in bezug auf die Analysen eine wesentliche Vereinfachung einführen. Anstatt jedes Nahrungsmittel bzw. jede Speise für sich zu analysieren — was ja eine enorme Anzahl von Analysen erfordern würde —, nimmt man bei jeder Mahlzeit von allen Speisen $^1/_{10}$ der von der Versuchsperson verzehrten Menge zur Probe, mischt alle diese Proben für die ganze Versuchsdauer und analysiert die Mischung, die, wenn die Proben genügend sorgfältig genommen worden sind, einen völlig befriedigenden Mittelwert für die Zusammensetzung der Kost gibt.

So betrugen die größten Abweichungen zwischen der auf Grund einer Generalprobe und den aus der direkten Analyse aller Speisen berechneten mittleren Zusammensetzung der Kost in 16 Versuchen von *Wait* nach oben und unten für das Eiweiß + 7·6 und — 0·9, für das Fett + 7·1 und — 4·7 und für die Kohlehydrate + 1·5 und — 3·2%.

Dank diesem Umstande ist es möglich, durch direkte Analysen die Nahrungszufuhr bei einer größeren Zahl von Individuen ohne allzu erhebliche Schwierigkeiten zu bestimmen.

Es ist indessen selbstverständlich, daß man nach dieser Methode nicht Massenuntersuchungen ausführen kann und man hat sich daher in vielen Fällen damit begnügen müssen, aus den zugänglichen Mittelzahlen die Zusammensetzung der Kost einzelner Individuen zu berechnen.

Aber auch diese Versuchsweise erfordert schon wegen der Wägung der genossenen Speisen usw. und auch wegen der hier nicht ganz zu umgehenden, wenn auch spärlichen Analysen einen ziemlich großen Aufwand von Zeit, und auch sie kann schließlich nur auf eine beschränkte Zahl von Individuen angewendet werden.

Man hat daher vielfach versucht, aus der Menge der von einer ganzen Familie während einer gewissen Zeit genossenen Nahrungsmittel die Einnahmen an Eiweiß, Fett und Kohlehydraten zu berechnen.

Am Tage, wo die Untersuchung beginnt, werden alle im Hause befindlichen Eßwaren genau gewogen; alles, was während der Beobachtungsdauer (einer Woche, eines Monats) gekauft wird, wird gleichfalls gewogen: endlich werden am letzten Tage der Reihe alle Eßwaren, die noch

vorhanden sind, gewogen. Aus diesen Daten läßt sich unter eventueller Berücksichtigung der Küchen- und Tischabfälle unschwer feststellen, wieviel von den verschiedenen Eßwaren während der Beobachtungsdauer genossen worden ist.

Da indessen verschiedene Familien aus einer verschiedenen Anzahl Mitgliedern von sehr verschiedenem Alter bestehen, müssen die so erhaltenen Primärangaben auf eine gemeinsame Einheit reduziert werden; als solche wird allgemein benutzt die Nahrungszufuhr für einen erwachsenen Mann.

Angesichts unserer noch so wenig vertieften Kenntnisse über den Nahrungsbedarf bei wachsenden Kindern von verschiedenem Geschlecht und im verschiedenen Alter wird die betreffende Reduktion immer mit einem gewissen Fehler behaftet werden müssen. Da andrerseits eine solche Reduktion unbedingt notwendig ist, muß man sich dennoch mit approximativen Werten begnügen lassen.

Bei den in den Vereinigten Staaten Nordamerikas unter *Atwater*s Leitung nach dieser Methode ausgeführten sehr zahlreichen Untersuchungen wurden in der Regel folgende Verhältniszahlen benutzt:

erwachsener Mann	10,
erwachsene Frau	8,
Jüngling 14 bis 17 Jahre . . .	8,
Mädchen 14 „ 17 „	7,
Kind 10 bis 13 Jahre	6,
„ 6 „ 9 „	5,
„ 2 „ 5 „	4,
Kind unter 2 Jahren	3.

Wie ersichtlich, gründet sich diese Berechnungsweise auf die Voraussetzung, daß Kinder von einem gewissen Alter immer ein bestimmtes Prozent der Kost des erwachsenen Mannes genießen, unabhängig wie groß die absolute Menge derselben auch sei. Dies ist unzweifelhaft nicht richtig, denn es kann und muß ja der Fall sein, daß der Familienvater, wenn ihm eine anstrengende körperliche Arbeit obliegt, verhältnismäßig mehr Essen aufnimmt als die übrigen Mitglieder der Familie, und daß also die nach den oben angeführten Verhältniszahlen ausgeführte Berechnung eine Zahl ergibt, die wesentlich niedriger ist als die wirkliche Nahrungszufuhr des Mannes. Auch kann es ja eintreffen, daß Jünglingen von 14 bis 17 Jahren eine verhältnismäßig strenge Arbeit obliegt. Kurz, unabhängig von den Fehlern, welche die Berechnung der Zusammensetzung der Nahrungsmittel nach den zugänglichen Durchschnittszahlen bewirkt, und von der Unsicherheit, welche in einzelnen Fällen die Angaben über die Menge der gekauften Rohwaren anhaften, entstehen hier bei der letzten Berechnung Fehler, deren Größe sich nur schwer schätzen läßt, indem in einigen Fällen das Resultat vielleicht sehr exakt, in anderen aber ganz unrichtig sein kann. Die Resultate einer solchen Enquête sind daher immer mit großer Vorsicht als Ausdruck des wirklichen Nahrungsbedarfes zu benutzen.

Wenn diese Untersuchungsmethode aber an einer Genossenschaft angewendet wird, wo alle Mitglieder erwachsen sind und im großen und ganzen die gleiche Beschäftigung haben, ergibt sie natürlich Resultate, die als ebenso sicher erachtet werden müssen wie diejenigen, die bei der nach den Durchschnittszahlen ausgeführten Berechnung der von einzelnen Individuen genossenen Kost gewonnen werden.

Die Ausgaben.

Die alleinige Untersuchung der Einnahmen ist für die Kenntnis vom Umfange des Stoffwechsels beim Menschen insofern befriedigend, daß man, eine genügend lange Beobachtungsdauer vorausgesetzt, ziemlich bestimmt annehmen kann, daß die bei frei gewählter Kost aufgenommene Nahrungsmenge dem Bedarf der betreffenden Person entspricht, und also im großen und ganzen weder zu reichlich noch zu arm ist. Zeigt doch die Erfahrung, daß ein Ansatz von Körpermasse beim Erwachsenen nur sehr langsam erfolgt und daß also von der täglichen Nahrung, wenn überhaupt, nur ein ganz kleiner Teil täglich angesetzt wird. Und andrerseits ist bei einer ziemlich knappen Kost der tägliche Verlust an Körpermasse, wenn ein solcher vorkommt, in der Regel nur klein, wenn wir von Fällen absehen. wo ein wirklicher Hungerzustand stattfindet, und solche werden doch nicht zur Feststellung des Nahrungsbedarfes benutzt.

Um aber tiefer in die Vorgänge beim Stoffwechsel eindringen zu können und um genaue, den physikalischen Konstanten analoge Angaben über den tatsächlichen Nahrungsbedarf der Menschen unter verschiedenen Umständen aufstellen zu können, genügt die Ermittlung der Einnahmen indessen nicht, denn wir können ja nie ganz bestimmt sagen, ob im gegebenen Falle der Stoffwechsel der Aufnahme genau entspricht, oder ob er doch etwas kleiner oder größer ist, und wir müssen daher innerhalb des Rahmens unserer Untersuchungen auch die Feststellung der Ausgaben des Körpers und den Verbrauch von Sauerstoff aufnehmen, um solcherart exakte Zahlen für den im Körper tatsächlich stattgefundenen Stoffwechsel zu bekommen.

Die bei der Verbrennung im Körper gebildeten Produkte werden teils durch die Nieren und den Darm, teils durch die Haut und die Lungen abgegeben. In den Darmentleerungen finden sich Reste der genossenen Kost, Rückstände der Verdauungsflüssigkeiten, Bakterien usw.

Da die Eiweißstoffe vor allem durch ihren Gehalt an Stickstoff charakterisiert sind, wird der Eiweißumsatz im Körper durch die Stickstoffabgabe bestimmt. Bei einem mittleren Stickstoffgehalt der Eiweißstoffe von 16% ist die Menge des zerstörten Eiweißes $6{\cdot}25 \times N$.

Wie vor allem *Voit* nachgewiesen hat, wird Stickstoff als Produkt des Stoffwechsels nur im Harn und Kot vom Körper abgegeben; die exspirierte Luft enthält keine dem Stoffwechsel entstammenden Stickstoffverbindungen, und nur bei starkem Schwitzen wird in dem Schweiß so

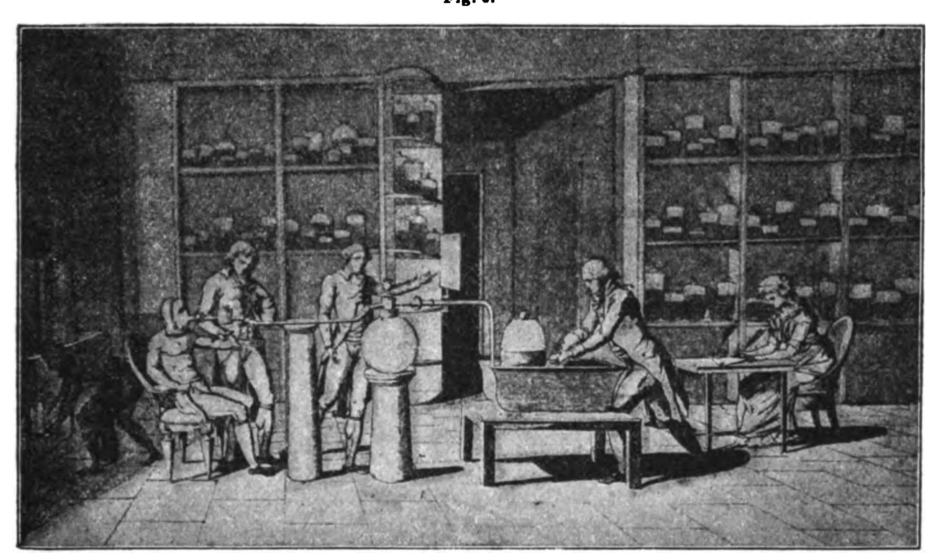
viel Stickstoff ausgeschieden, daß er bei der Feststellung des Eiweißumsatzes berücksichtigt werden sollte.

In der großen Mehrzahl der Fälle hat man also nur den Harn- und Kotstickstoff zu berücksichtigen; letzterer beträgt indessen nur einen geringen Teil des im Harn ausgeschiedenen Stickstoffes.

Der aus den organischen Nahrungsstoffen stammende Kohlenstoff wird teils als Kohlensäure durch die Lungen und die Haut abgegeben, teils in Verbindung mit Stickstoff hauptsächlich als Harnstoff und Harnsäure im Harn ausgeschieden, teils endlich in verschiedenen Verbindungen im Kot vom Körper entfernt.

Es bietet keinerlei Schwierigkeit dar, den in den festen und flüssigen Ausscheidungen vorkommenden Kohlenstoff quantitativ zu bestimmen.

Fig. 6.



Die Versuchsanordnung *Lavoisiers* zur Untersuchung des respiratorischen Gaswechsels.

Um so größer sind dagegen die Schwierigkeiten, denen wir begegnen, um die durch die Lungen und die Haut abgegebene Kohlensäure zu bestimmen.

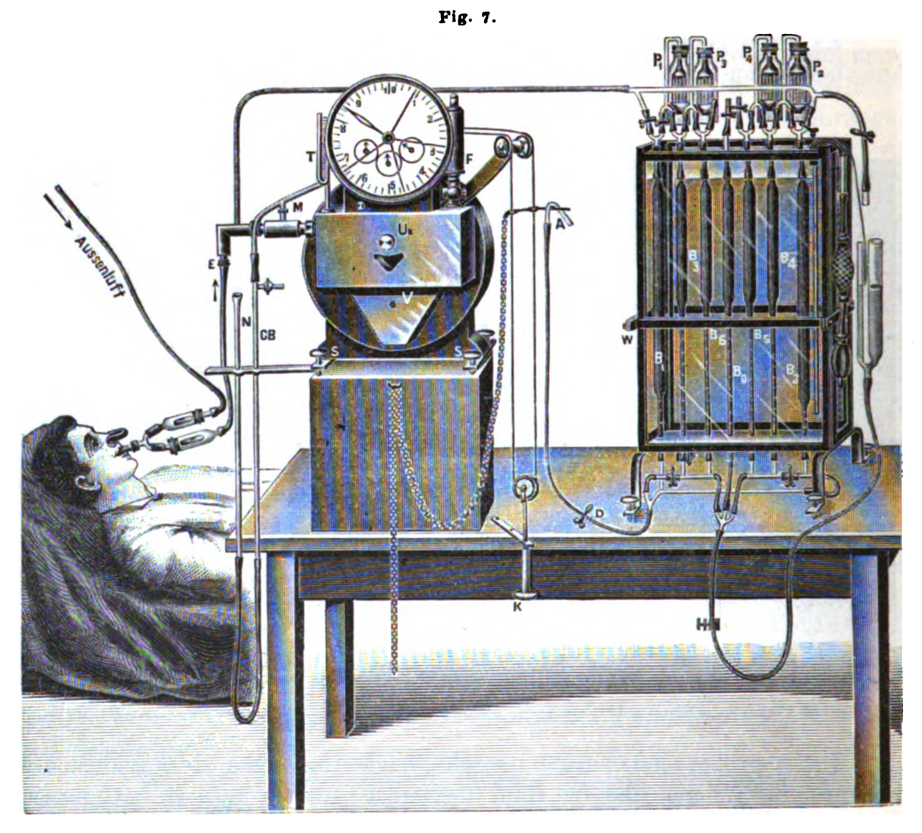
Da die Menge der durch die Haut abgegebenen Kohlensäure nur ganz gering ist, kann sie, bei kürzeren Versuchen, vernachlässigt werden, und man kann sich also darauf beschränken, die in der ausgeatmeten Luft enthaltene Kohlensäure zu bestimmen.

Unter den zu diesen Zwecken seit *Lavoisier* (vgl. Fig. 6) angegebenen Methoden sei besonders die von *Zuntz* ausgebildete hier erwähnt, weil mit derselben eine sehr große Anzahl wichtiger Untersuchungen ausgeführt worden sind.

Die allgemeine Anordnung der Versuche nach dieser Methode ist aus Fig. 7 ersichtlich. Die Versuchsperson atmet durch ein Mundstück; mittelst

Ventile werden die eingeatmete und die ausgeatmete Luft voneinander gegetrennt. Jene besteht aus reiner atmosphärischer Luft; sie hat eine konstante Zusammensetzung und braucht also nicht analysiert zu werden. Die ausgeatmete Luft passiert eine Gasuhr, wo sie gemessen wird; von derselben werden in die in der Wanne *W* eingeschlossenen, mit Wasser gefüllten Röhren B_1 und B_2 Proben zur Analyse ununterbrochen genommen; als diese Röhren mit der zu untersuchenden Luft gefüllt sind — was bis zu etwa $^1/_2$ Stunde dauert —, wird der Versuch unterbrochen und die

Fig. 7.



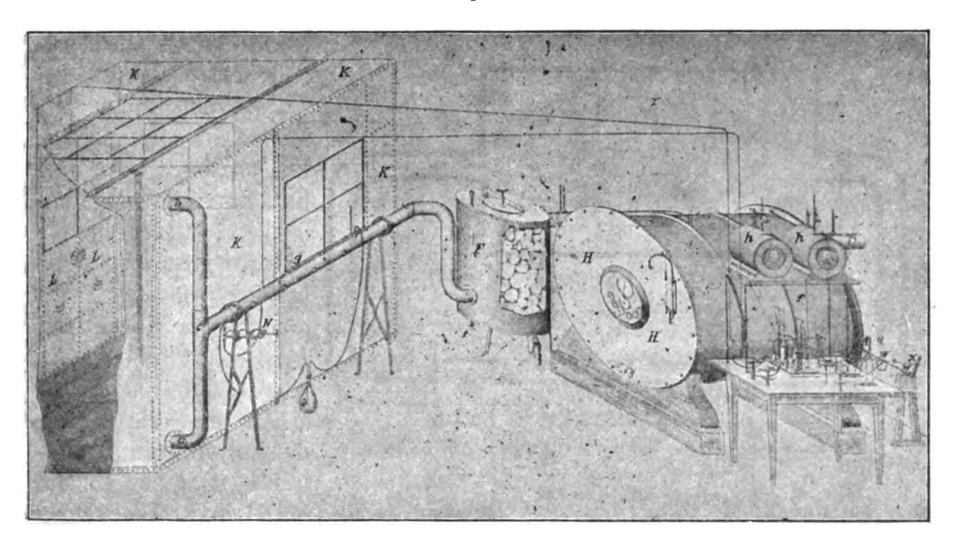
Respirationsapparat von *Zuntz*.

Luftproben in den auch in der Wanne *W* eingeschlossenen Pipetten B_3, B_4, B_5 und B_6 an Kohlensäure und Sauerstoff analysiert. Nach stattgefundenen Analysen, welche eine Zeit von etwa 30—40 Minuten erfordern, kann der Versuch wieder fortgesetzt werden.

Bei länger dauernden Versuchen muß die Versuchsperson in einem besonderen Raum eingeschlossen werden, wo die gesamte von ihr abgegebene Kohlensäuremenge und, wenn möglich, auch die von ihr aufgenommene Sauerstoffmenge quantitativ bestimmt werden können.

Auch die zu diesen Zwecken benutzten Apparate wurden im Prinzip schon von *Lavoisier* (an kleinen Tieren) benutzt. Dieselben sind dann weiter ausgebildet worden, für Versuche am Menschen zunächst von *Pettenkofer*. Sein Respirationsapparat (Fig. 8) bestand aus einem Kubus *K* von 2·335 *m* Seite mit Wänden aus Eisenblech. Die Luft wurde aus demselben durch zwei von einer Dampfmaschine getriebene (in der Figur nicht sichtbare) Zylinder ausgesaugt, die mit der Röhre *D* verbunden waren. Statt der aus der Kammer ausgesaugten Luft trat Luft durch die Spalten und Öffnungen der Türe in die Kammer hinein. Die ausventilierte Luft trat unten und oben durch die Röhren *a* und *b*, welche sich bei *c* in das Rohr *g* vereinigten, heraus. Von da ging die Luft in den mit großen, durchfeuch-

Fig. 8.



Respirationsapparat von *Pettenkofer*.

teten Bimssteinstückchen gefüllten Befeuchtungsapparat *F* und weiter durch die große Gasuhr, wo sie gemessen wurde.

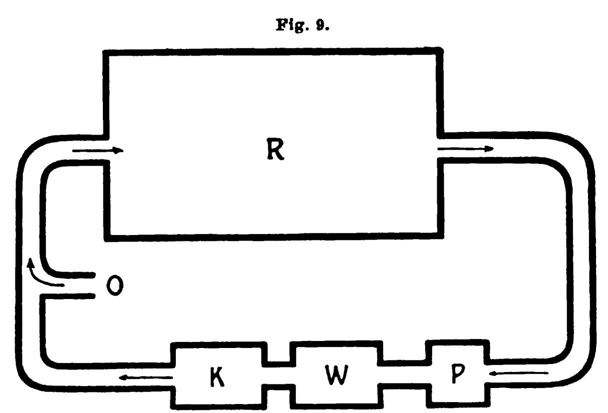
In dem Maße, als die Luft in der Respirationskammer ein- und austrat, mußte sie auch fortwährend untersucht werden. Zu diesem Zwecke wurde ein stets gleicher Bruchteil des Ganzen zur Untersuchung genommen, indem durch zwei Pumpen Proben von der einströmenden und der ausströmenden Luft zu den neben der großen Gasuhr placierten Absorptionsapparaten gesaugt und durch die Gasuhren *h, h* gemessen wurden.

Bei einem anderen Typus von Respirationsapparaten, welcher durch *Regnault* und *Reiset* zu großer Vollendung gebracht wurde, findet kein Luftwechsel statt, sondern die gebildete Kohlensäure wird ununterbrochen durch Natronlauge absorbiert und der verbrauchte Sauerstoff von einem Behälter stetig oder von Zeit zu Zeit ersetzt.

Ein solches geschlossenes System ist schematisch in Fig. 9 dargestellt. *R* ist die Respirationskammer, von welcher die Luft in der Richtung des Pfeiles durch eine in *P* angebrachte Rotationspumpe gesaugt und durch *W* und *K* getrieben wird. In *W* wird der Wasserdampf durch konzentrierte Schwefelsäure und in *K* die gebildete Kohlensäure durch Natronkalk resorbiert. Frei von Kohlensäure und Wasserdampf strömt die Luft dann wieder in die Respirationskammer hinein; auf ihrem Wege wird sie durch die Röhre *O* mit Sauerstoff aus einer Bombe angereichert. Die Produktion von Wasserdampf und Kohlensäure wird also erhalten durch Wägen der Gefäße *W* und *K*, der Verbrauch von Sauerstoff durch Wägen der Sauerstoffbombe.

Da die einschlägigen Versuchsmethoden nicht hier näher beschrieben werden können, habe ich den Bau und das Handhaben der betreffenden Apparate nur in dem allergrößten Zuge hier dargestellt, was ich zur Vermeidung von Mißverständnissen ausdrücklich bemerke.

Fig. 9.



Schema des Respirationsapparates von *Regnault* und *Reiset*.

Wenn man die Menge des abgegebenen Kohlenstoffes bestimmt hat, hat man die Möglichkeit, tiefer in die Stoffwechselvorgänge hineinzudringen. Da nämlich im Eiweiß auf 1 *g* Stickstoff 3·28 *g* Kohlenstoff kommen, erhält man die Menge des im verbrannten Eiweiß enthaltenen Kohlenstoffes durch Multiplikation der Stickstoffmenge mit 3·28. Die übrig bleibende Kohlenstoffmenge stammt aus den stickstofffreien Nahrungsstoffen, Fetten und Kohlehydraten.

Es ist indessen nicht ohne weiteres möglich, diese Kohlenstoffmenge auf diese beiden Gruppen zu verteilen, denn wir haben ja hier eine Gleichung mit zwei Unbekannten.

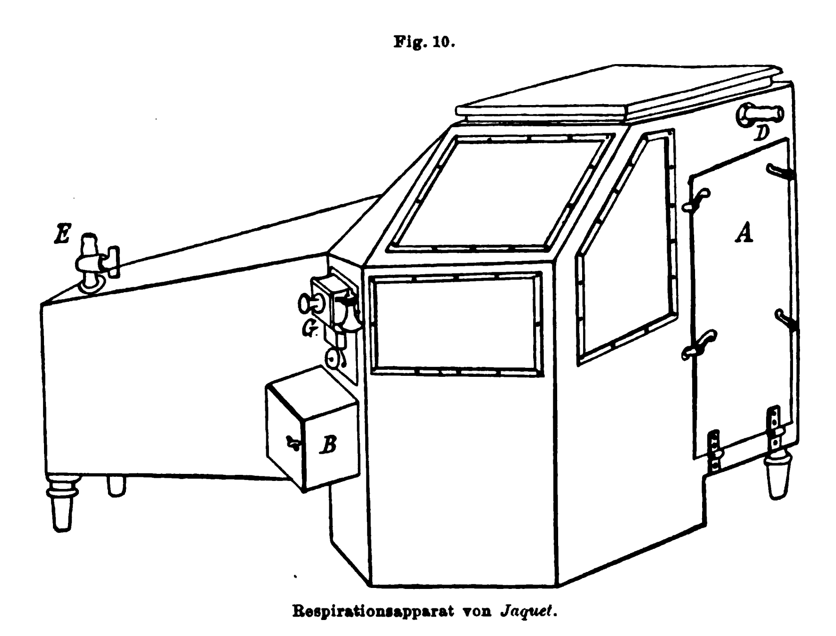
Aus vielen Gesichtspunkten ist aber diese Verteilung äußerst wichtig und sie kann auch durchgeführt werden, wenn wir nicht allein die Kohlensäureabgabe, sondern auch die Sauerstoffaufnahme bestimmen. Dies ist bei den großen Respirationsapparaten mit stetigem Luftwechsel, wie dem von *Pettenkofer*, nicht möglich, läßt sich aber mit den Apparaten nach *Regnault-Reiset* wie auch mit Apparaten, wo die Versuchsperson durch ein Mundstück atmet, und bei kleinen Respirationsapparaten mit stetigem Luftwechsel, wie dem von *Jaquet* (Fig. 10), durchführen.

Wenn wir die dem zersetzten Eiweiß entsprechenden Mengen Kohlenstoff und Sauerstoff von der Gesamtmenge des abgegebenen Kohlen-

stoffes und des aufgenommenen Sauerstoffes abziehen, so erhalten wir folgendes.

Die Fette haben einen mittleren Kohlenstoffgehalt von 76% und die Kohlehydrate (Glucose) einen von 40%. Zur vollständigen Oxydation brauchen die Fette pro 1 *g* Substanz 2·887 und die Glucose 1·067 *g* Sauerstoff. Wir können also folgende Gleichungen aufstellen, wo C_{tot} und O_{tot} die direkt gefundenen Gesamtmengen des abgegebenen Kohlenstoffes und aufgenommenen Sauerstoffes, x die zugrunde gegangene Fettmenge und y die verbrannte Menge von Glucose (in *g*) bezeichnen:

Fig. 10.



Respirationsapparat von *Jaquet*.

$$0{\cdot}76\,x + 0{\cdot}40\,y = C_{tot},$$
$$2{\cdot}887\,x + 1{\cdot}067\,y = O_{tot}.$$

Also

x (die verbrannte Fettmenge) $= 1{\cdot}163\,O_{tot} - 3{\cdot}102\,C_{tot}$,
y (die verbrannte Glucosemenge) $= -2{\cdot}210\,O_{tot} + 8{\cdot}394\,C_{tot}$.

Wenn also die C-Abgabe gleich 214·5 *g* und die O_2-Aufnahme gleich 715·5 *g* ist, so beträgt die Menge des zersetzten Fettes 166·7 *g* mit 126·7 *g* C und die Menge der zersetzten Glucose 219·1 *g* mit 87·7 *g* C.

Beispiel eines Stoffwechselversuches.

Um zu zeigen, wie man bei einem möglichst vollständigen Stoffwechselversuche, wo sämtliche Einnahmen und Ausgaben bestimmt werden, die Berechnung durchführt, möge folgendes, aus einer Arbeit von *Benedict* und *Milner* geholte Versuchsbeispiel dienen. Der Versuch dauerte drei Tage.

	Ges.-Gew.	Wasser	Eiweiß	Fett	Kohlehydrate	Asche	N	C	H[1]	O[1]
	Einnahmen in Gramm									
1. Tag: Brot	440	170·7	36·5	6·6	222·2	4·0	6·42	122·67	17·82	118·39
Butter	45	4·0	0·6	38·8	—	1·6	0·09	29·11	4·73	5·47
„Ginger snaps“	60	4·5	3·1	5·4	45·6	1·4	0·55	25·45	3·68	24·42
Weizen	40	3·3	3·9	0·7	31·5	0·6	0·68	16·53	2·26	16·63
Zucker	45	—	—	—	45·0	—	—	18·95	2·92	23·13
Cerealkaffee	1.200	1.189·2	1·2	—	9·6	—	0·12	5·64	0·84	4·20
Milch	1.000	858·0	37·6	44·0	53·0	8·0	6·00	75·80	11·80	40·40
Sahne	1.020	705·8	28·6	238·7	40·8	6·1	4·59	213·79	32·23	57·49
Summe	3.850	2.935·5	110·9	334·2	447·7	21·7	18·45	507·94	76·28	290·13
Sauerstoff aus der Luft	1.545·24	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2. Tag: Summe	3.900	2.970·1	112·3	345·9	419·7	20·0	18·68	518·42	77·86	292·94
Sauerstoff aus der Luft	1.652·56	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3. Tag: Summe	3.960	3.011·7	113·9	359·9	452·1	22·4	18·95	531·00	79·76	296·19
Sauerstoff aus der Luft	1.517·80	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Essen, Summe für 3 Tage	11.710	8.917·3	337·1	1040·0	1349·5	66·1	56·08	1557·36	233·90	879·26
Sauerstoff aus der Luft für 3 Tage	4.715·60	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Wasser, getrunken für 3 Tage	5.850	5.850·0	—	—	—	—	—	—	—	—
Summe für 3 Tage	22.275·60	14.767·3	337·1	1040·0	1349·5	66·1	56·08	1557·36	233·90	879·26
	Ausgaben pro 3 Tage in Gramm									
Kot	719·1	573·8	33·8	36·7	47·5	27·3	5·39	80·40	12·22	19·99
Harn	3.427·7	3.267·6	—	—	—	32·2	46·97	38·05	9·60	33·28
Kohlensäure durch die Lungen und die Haut	5.286·56	—	—	—	—	—	—	1441·76	—	—
Wasser durch die Lungen und die Haut	11.789·19	11.789·19	—	—	—	—	1·95[2])	—	—	—
Summe	21.222·55	15.630·59	—	—	—	59·5	54·32	1560·21	21·82	53·27
Bilanz	+1.053·05	—	—	—	—	+ 6·6	+ 1·76	— 2·85	—	—

[1]) In der Trockensubstanz.
[2]) Stickstoff durch die Haut.

Während der drei Tage dieses Versuches hat der Körper also 1·76 *g* Stickstoff und 6·6 *g* Asche angesetzt und 2·85 *g* Kohlenstoff verloren. Wenn wir noch die elementare Zusammensetzung des Wassers und der Kohlensäure berücksichtigen, so stellt sich heraus, daß der Körper insgesamt 1886·34 *g* Wasserstoff und 18.709·60 *g* Sauerstoff aufgenommen sowie 1770·68 *g* Wasserstoff und 17777·84 *g* Sauerstoff abgegeben hat; im Körper sind also noch 115·67 *g* Wasserstoff und 931·75 *g* Sauerstoff zurückgeblieben.

Die von *Benedict* und *Milner* ausgeführte Berechnung dieser Bilanz hat nun folgendes ergeben:

Angesetzt:					
10·56 *g* Eiweiß	mit	1·76 *g* N +	5·57 *g* C	+ 0·74 *g* H +	2·32 *g* O
17·49 „ Glykogen	„	—	7·76 „ „	+ 1·08 „ „ +	8·65 „ „
1039·67 „ Wasser	„	—	—	116·34 „ „ +	923·33 „ „
Summe . .		1·76 *g* N +	13·33 *g* C	+ 118·16 *g* H +	934·30 *g* O
Verloren:					
21·10 *g* Fett	mit	—	16·06 *g* C	+ 2·49 *g* H +	2·55 *g* O
Bilanz . .		+ 1·76 *g* N —	2·73 *g* C	+ 115·67 *g* H +	931·75 *g* O

Der Stoffwechsel des Körpers hat also während dieser drei Tage, mit Abzug für den Verlust im Kot, 292·7 *g* Eiweiß + 1025·4 *g* Fett + 1284·5 *g* Kohlehydrate betragen.

Die calorische Berechnung des Stoffwechsels.

Die in einem brennbaren Stoffe vorhandene Energiemenge wird durch die Wärmemenge gemessen, welche bei der Verbrennung dieses Stoffes entwickelt wird und welche für die Gewichtseinheit eines und desselben Stoffes immer gleich groß ist, bei verschiedenen Stoffen aber vielfach variiert.

Die verschiedenen Arten von Eiweiß, Fetten und Kohlehydraten haben eine etwas verschiedene Verbrennungswärme, wie aus folgender Tabelle ersichtlich ist:

Eiweißstoffe . . .	5·990 — 5·358	Calorien	für	1 *g*	aschefreie Substanz
Fette	9·511 — 9·231	„	„	1 „	„ „
Monosaccharide .	3·755 — 3·722	„	„	1 „	„ „
Disaccharide . .	3·959 — 3·949	„	„	1 „	„ „
Polysaccharide .	4·206 — 4·119	„	„	1 „	„ „

Bei der Verbrennung im Körper werden Fett und Kohlehydrate vollständig in ihre Endprodukte oxydiert.

Mit den Eiweißstoffen verhält sich die Sache wesentlich anders, denn diese werden im Körper nicht vollständig verbrannt, sondern ein Teil ihres Moleküls, das durch den Harn und Kot abgegeben wird, repräsentiert noch einen nicht geringen Wärmewert, der natürlich von dem calorimetrisch bestimmten abgezogen werden muß, wenn es gilt, die bei der Verbrennung des Eiweißes im Körper entwickelte Wärmemenge festzustellen.

Nach den eingehenden Untersuchungen von *Rubner* beträgt die Größe dieses Abzuges beim aschefreien Muskeleiweiß mit einer Verbrennungswärme von 5·778 Calorien 1·280 Calorien; der physiologische Wärmewert dieser Eiweißart (aschefrei) beträgt daher 4·498 Calorien.

Bei den vielfachen Nahrungsmitteln, aus denen die Kost des Menschen zusammengesetzt ist, ist es nicht möglich, die Verbrennungswärme der einzelnen Eiweißkörper, der einzelnen Fette und der einzelnen Kohlehydrate besonders für sich zu berücksichtigen, sondern wir müssen Durchschnittszahlen für jede dieser Gruppen benutzen. Solche sind von *Rubner* berechnet worden unter der Annahme, daß die Kost sowohl aus animalischen als aus vegetabilischen Nahrungsmitteln zusammengesetzt ist. Seine auf Grund dieser Berechnungen aufgestellten Standardzahlen sind

für 1 *g* Eiweiß 4·1 Calorien,
für 1 *g* Fett 9·3 Calorien,
für 1 *g* Kohlehydrate 4·1 Calorien.

Durch zahlreiche Untersuchungen, welche im Laufe der letzten 30 Jahre ausgeführt wurden, ist die Zuverlässigkeit dieser Zahlen wiederholt nachgewiesen worden.

Vom Standpunkte des Prinzips von der Erhaltung der Energie folgt ohne weiteres, daß die organischen Nahrungsstoffe bei ihrer Verbrennung im Körper die gleiche Wärmemenge wie außerhalb des Körpers (mit der soeben besprochenen Reduktion für das Eiweiß) entwickeln müssen. Im entgegengesetzten Falle hätte ja dieses Prinzip im Grunde keine Gültigkeit, denn dann würde der Energieumsatz im Körper entweder unter wirklicher Zerstörung oder wirklicher Neubildung von Energie verlaufen und also die Energiemenge nicht konstant sein.

Bei einer Frage von so durchgreifender Wichtigkeit wie diese ist es indessen mehr als sonst wünschenswert, das von vornherein im höchsten Grade wahrscheinliche Ergebnis durch direkte Versuche zu prüfen.

Der erste, der unter Anwendung einer vollendeten Methodik dieses Problem in Angriff nahm, war wieder *Rubner*. Er baute ein Calorimeter, genügend groß, um den Aufenthalt eines Hundes tagelang zu gestatten. Der Calorimeterraum wurde ventiliert und die Kohlensäure- und Wasserabgabe sowie die Stickstoffausscheidung des Versuchstieres bestimmt. Aus den Ausscheidungen wurde die Größe des Stoffwechsels berechnet und diese mit der direkt bestimmten Wärmeabgabe des Tieres verglichen.

Die Versuche umfassen im ganzen 46 Tage. Dabei betrug die aus dem Stoffwechsel berechnete Wärmebildung 17.736 Calorien, die direkt bestimmte Wärmeabgabe 17.684 Calorien. Die Differenz beträgt also nur 52 Calorien = 0·3%.

In sehr großem Umfang haben *Atwater, Rosa, Benedict* und *Milner* entsprechende Versuche am Menschen ausgeführt.

Die bis 1903 erschienenen 51 Versuche mit insgesamt 148 Tagen haben als Mittel für die tägliche aus dem Stoffwechsel berechnete Wärmebildung

3597 Calorien, für die direkt bestimmte Wärmeabgabe 3577 Calorien ergeben. Die Differenz betrug hier nur 20 Calorien = 0·6%.

In einer folgenden von *Benedict* und *Milner* ausgeführten Serie, wo auch der Sauerstoffverbrauch direkt bestimmt wurde, ergeben 11 Versuche mit 24 Tagen: Wärmebildung, berechnet aus dem Stoffwechsel, insgesamt 95.075, Wärmeabgabe direkt calorimetrisch bestimmt 95.609 Calorien; die Differenz 634 Calorien = 0·66%.

Durch diese Versuche ist also die Gültigkeit des Prinzips von der Erhaltung der Energie auch für den tierischen Körper einwandfrei bewiesen.

* * *

Besonders bei kurzdauernden Versuchen kommt es nicht selten vor, daß man nur den respiratorischen Gaswechsel, in vielen Fällen sogar nur die Kohlensäure hat bestimmen können. In diesem Falle kann man einen Wert für die Energieentwicklung berechnen, der allerdings nicht Ansprüche auf die größte Exaktheit erheben kann, nichtsdestoweniger als innerhalb gewisser Grenzen befriedigend angesehen werden dürfte.

1 *g* Kohlenstoff repräsentiert, je nachdem es Eiweiß oder Fett oder Kohlehydraten entstammt, einen sehr verschiedenen Wärmewert, nämlich bzw. 10·4, 12·3, 9·5. Da insbesondere in der Ernährung des Menschen das Eiweiß qualitativ eine verhältnismäßig untergeordnete Rolle spielt, wird es keinen großen Fehler verursachen, wenn aller Kohlenstoff als Fett- oder Kohlehydratstoff aufgefaßt wird. Die Differenz zwischen den entsprechenden Wärmewerten beträgt dann nicht weniger als 2·8 Calorien, d. h. die Verbrennungswärme des Kohlenstoffs aus Fett ist etwa 30% größer als die des Kohlenstoffs aus Kohlehydraten.

Wenn es beim Menschen stattfinden würde, daß bei Zufuhr von Nahrung entweder Fett allein oder Kohlehydrate allein am Stoffwechsel teilnehmen würden, so könnte also die calorische Berechnung des ausgeschiedenen Kohlenstoffes ganz illusorisch werden. Indessen nehmen sowohl das Fett als auch die Kohlehydrate, immer alle beide, am Stoffwechsel teil. Der calorische Wert des abgegebenen Kohlenstoffs muß daher zwischen den beiden Extremen liegen und kann bei gewöhnlicher Kost etwa auf 11 Calorien pro 1 *g* Kohlenstoff geschätzt werden. Aus den Versuchen von *Atwater* und *Benedict* geht als Mittel für 1 *g* Kohlenstoff bei Nahrungsaufnahme 10·8 Calorien hervor; als Mittel ihrer Nüchternwerte erhalten wir 11·4 Calorien.

Der calorische Wert für 1 *g* verbrauchten Sauerstoff beträgt beim Eiweiß 3·3, beim Fett 3·3 und bei den Kohlehydraten 3·5 Calorien; die Variationen sind also hier viel geringer als bei dem Kohlenstoff, und man kann daher aus der Sauerstoffaufnahme ziemlich genau die Wärmeproduktion im Körper berechnen. Bei den Versuchen von *Benedict,* wo gleichzeitig der Sauerstoffverbrauch und die Wärmeabgabe des Körpers bestimmt wurde, fand sich durchschnittlich der calorische Wert für 1 *g* Sauerstoff gleich 3·33 Calorien; unter 10 Versuchen betrug das Maximum 3·46 und das Minimum 3·24 Calorien.

Das Minimum des Stoffwechsels.

Um die bei freier Wahl genossene Kost hinsichtlich ihrer Quantität beurteilen zu können, ist es notwendig, 1. den Stoffwechsel des ruhenden Körpers und 2. den Stoffwechsel bei genau bestimmter Arbeitsmenge festzustellen, was nur durch direkte Versuche über die Einnahmen und Ausgaben des Körpers ermittelt werden kann.

Das Minimum des Stoffwechsels findet dann statt, wenn das Versuchsindividuum während der ganzen Versuchsdauer vollständig ruhend liegt und die Muskeln möglichst erschlafft, so daß nur die für die Atembewegungen und den Kreislauf notwendigen Muskeln in Tätigkeit sind (vorsätzliche Muskelruhe).

Dieser Zustand kann beim wachen Menschen nur etwa 2 Stunden lang beobachtet werden, denn das Liegen in einer bestimmten Lage wird allmählich so unbequem oder peinlich, daß schon dadurch unwillkürlich verschiedene Muskelspannungen auftreten.

Eine längere Zeit dauert dieser Zustand vollständiger Muskelruhe im tiefen Schlaf.

Endlich hat man gewisse Kranken beobachtet, welche tagelang ununterbrochen schliefen und dabei ihre Muskeln nur wenig bewegten.

Untersuchungen an diesen drei Kategorien von Muskelruhe bilden das Material zur Entscheidung der Frage nach dem Minimalbedarf des Menschen, wenn wir noch hinzufügen, daß das Individuum nicht später als etwa 12 Stunden vor Beginn des Versuches seine letzte Mahlzeit genossen hat, denn die Nahrungsaufnahme vermehrt immer in einem gewissen, wenn auch verhältnismäßig unbedeutenden Umfange den Stoffwechsel.

Die hierher gehörigen Versuche haben als allgemeines Mittel für den Minimalverbrauch 1 Calorie pro Kilogramm Körpergewicht und Stunde ergeben. Unter der Annahme eines mittleren Körpergewichtes von 70 *kg* würde dies einem täglichen Stoffwechsel von 1680 Calorien entsprechen.

Dabei ist der Verlust durch den Kot nicht berücksichtigt. Wenn es gelten sollte, durch Zufuhr von Nahrung den Bedarf an 1680 Calorien zu decken, müßte natürlich die Kost um so viel reichlicher sein, als dieser Verlust beträgt.

Bei einer aus gröberen und billigeren Nahrungsmitteln zusammengesetzten Kost, wie der des Arbeiters, beläuft sich die Energiemenge des Kotes im allgemeinen auf etwa 10% der Energiezufuhr in der Kost. Bei einem Stoffwechsel von 1680 Calorien müßte also die Kost etwa 1866 Calorien enthalten; dabei setze ich voraus, daß der Stoffwechsel durch diese geringe Zufuhr nicht merklich erhöht wird.

Der Stoffwechsel beim Hunger.

Es liegen schon zahlreiche Untersuchungen über den Stoffwechsel bei hungernden Menschen vor, welche die vorsätzliche Muskelruhe nicht beobachteten, sondern sich in der Respirationskammer mehr oder weniger



bewegten, indessen ohne größere körperliche Leistungen auszuführen, da die den Hungerzustand begleitende Mattigkeit solche ohne weiteres verbot.

Die hierher gehörigen Untersuchungen, welche an 19 verschiedenen Individuen mit insgesamt 67 Tagen ausgeführt wurden, haben als Durchschnitt für den Stoffwechsel pro Kilogramm Körpergewicht und Stunde 1·263 Calorien mit den Grenzwerten 1·538 und 0·917 Calorien ergeben; d. h. pro 70 *kg* und 24 Stunden im Durchschnitt 2122 Calorien.

Der Stoffwechsel beim nichtarbeitenden erwachsenen Menschen.

Unter Anwendung des einen oder anderen Respirationsapparates ist der Stoffwechsel beim erwachsenen, nichtarbeitenden, normal ernährten Menschen in vielen Fällen für 24 Stunden und länger bestimmt worden.

Die Resultate einiger solchen Versuchsreihen sind in folgender Tabelle zusammengestellt:

Nr.	Zahl der Versuchspersonen	Gesamtzahl der Beobachtungstage	Calorien pro Kilogramm und Stunde		Autor
			Mittel	Grenzwerte	
1	7	74	1·340	1·11—1·43	*Atwater* u. *Benedict*
2	14	27	1·346	1·513—1·154	Diverse Autoren
3	10	10	1·496	1·800—1·346	*Ekholm*
4	13	10	1·550	1·945—1·339	*Ekholm*

Das Gesamtmittel aller dieser Versuche an 44 Individuen beträgt pro Kilogramm und Stunde 1·439 Calorien.

Eine nähere Durchmusterung des vorliegenden Materials ergibt, daß der pro Kilogramm Körpergewicht und Stunde berechnete Energiewechsel nur in 5 Fällen niedriger ist als 1·250 und nur in 4 Fällen höher als 1·667 Calorien gewesen ist. Wenn wir diese Zahlen als Grenzwerte betrachten, erhalten wir aus den übrig bleibenden 35 Fällen ein Gesamtmittel von 1·429 Calorien.

Dies entspricht pro 70 *kg* und 24 Stunden 2400 Calorien.

Hierbei ist wieder zu bemerken, daß die Ausgaben im Kot nicht berücksichtigt sind; unter Bezugnahme darauf würde die notwendige Bruttozufuhr daher durchschnittlich 2666 Calorien betragen müssen. Nach den soeben mitgeteilten Zahlen wären die Grenzwerte der Bruttozufuhr 2333 bzw. 3111 Calorien (netto 2100 bzw. 2800 Calorien).

Der Stoffwechsel bei der Muskelarbeit.

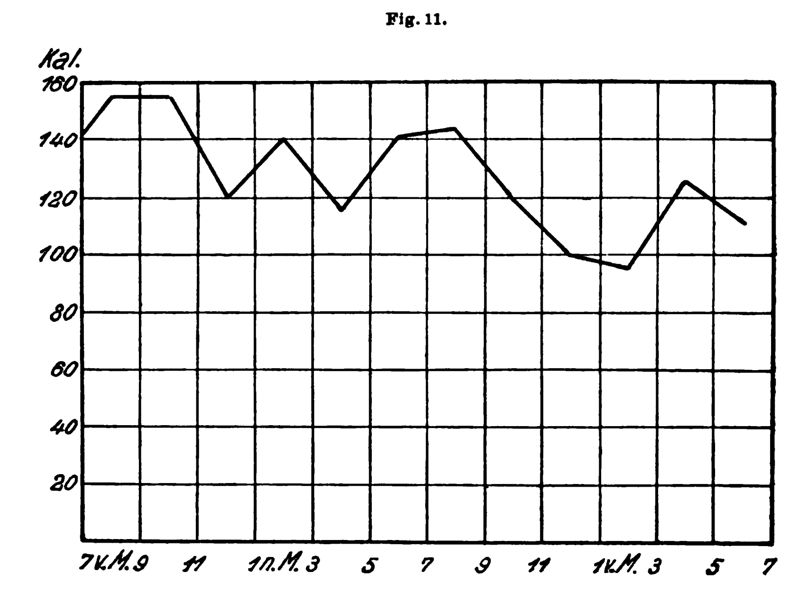
Jede körperliche Anstrengung erhöht den Stoffwechsel und die Zunahme derselben geht parallel der Größe der Arbeit.

Deshalb finden sich im Laufe des Tages auch beim Hungernden und selbst wenn keine nützliche Körperarbeit ausgeführt wird, ziemlich bedeutende Variationen des Energiewechsels, welche durch die unter diesen Umständen im großen und ganzen verhältnismäßig geringen Variationen

der Muskeltätigkeit bedingt sind. Ein Beispiel davon liefert die Fig. 11, welche den Verlauf der Wärmeabgabe in einem Versuche von *Benedict* darstellt. Die Versuchsperson leistete dabei keine eigentliche körperliche Arbeit, sondern führte im wachen Zustande nur ganz unbedeutende Bewegungen aus. Nichtsdestoweniger macht sich ein sehr großer Unterschied bei der Wärmeabgabe im Schlaf und im wachen Zustande geltend, welche ausschließlich auf die größere Muskelruhe im Schlaf zu beziehen ist.

In Versuchen, wo die Kohlensäureabgabe in zweistündigen Perioden bestimmt wurde, verhielt sich diese im Schlaf und im wachen Zustande durchschnittlich wie 100:145. Bei Versuchen über die Wärmeabgabe war dieses Verhältnis wie 100:134, nämlich Wärmeabgabe im Schlaf durch-

Fig. 11.



Die Wärmeabgabe eines erwachsenen Menschen in Perioden von je 3 Stunden: nach *Benedict*.

schnittlich 1·07 (0·86 bis 1·37) Calorien, im wachen Zustande 1·43 (1·21 bis 1·65) Calorien pro Kilogramm und Stunde (*Benedict* und *Carpenter*).

* * *

Beim Liegen im wachen Zustande ist der Stoffwechsel nicht größer als im Schlaf, wenn die vorsätzliche Muskelruhe beobachtet wird. Bei dem gewöhnlichen Liegen im wachen Zustande kommen indessen vielfache kleine Muskelbewegungen und -spannungen vor, welche den Betrag des Stoffwechsels merkbar erhöhen. Als Beispiel davon sei nach *Benedict* und *Carpenter* erwähnt, daß die Differenz der Calorienproduktion bei drei Versuchsindividuen beim Liegen im Schlaf und im wachen Zustande 8 Calo-

rien (= 11%) pro Stunde betrug: Calorien im Schlafe durchschnittlich 71·8, im wachen Zustande 79·8.

* * *

In Versuchen von *Widlund* ergab sich kein deutlicher Unterschied der Kohlensäureabgabe im Liegen und Stehen, wenn das Versuchsindividuum im letzteren Falle eine ganz schlaffe Haltung hatte. Bei straffer Haltung war dagegen der Unterschied sehr bedeutend.

Benedict und *Carpenter* finden ihrerseits, daß die stehende Stellung im Vergleich mit dem Sitzen, bei Versuchen an vier Individuen, eine Zunahme des Stoffwechsels um durchschnittlich 16·5% verursacht; in einem Fall bewirkte das Stehen gar keine Steigerung, in den übrigen variierte diese zwischen 13·3 und 33·8%.

Dieselben Autoren haben außerdem gefunden, daß das Abkleiden und das Anziehen der Kleider im Durchschnitte von 21 Versuchen eine Zunahme des Stoffwechsels um etwa 18% verursacht, d. h. bei diesen Individuen stieg die Wärmeproduktion von 98·2 Calorien infolge dieser Bewegungen auf 116·0 Calorien pro Stunde an.

* * *

Von einem ganz besonderen Interesse sind die Versuche, den Wirkungsgrad bei der Muskelarbeit zu bestimmen, d. h. die Untersuchungen, bei welchen man die Größe der äußeren nützlichen Arbeit mit der entsprechenden Zunahme des Energieumsatzes verglichen hat.

Eine große Zahl solcher Untersuchungen sind an der Hand von Bestimmungen des respiratorischen Stoffwechsels insbesondere im Institut von *Zuntz* ausgeführt worden. Dabei hat das Versuchsindividuum an einer geeigneten Arbeitsmaschine eine genau bestimmte Arbeit geleistet; gleichzeitig sind die Kohlensäureabgabe wie die Sauerstoffaufnahme bestimmt worden. Aus dem Vergleich der solcherart erhaltenen Zahlen mit den entsprechenden Zahlen bei körperlicher Ruhe des gleichen Individuums erhält man die durch die Arbeit bewirkte Zunahme des Stoffwechsels. Da sich nun diese wie auch die Arbeit in Calorien ausdrücken läßt, kann man die Größe der geleisteten Arbeit direkt mit der dabei erfolgten Zunahme des Stoffwechsels vergleichen.

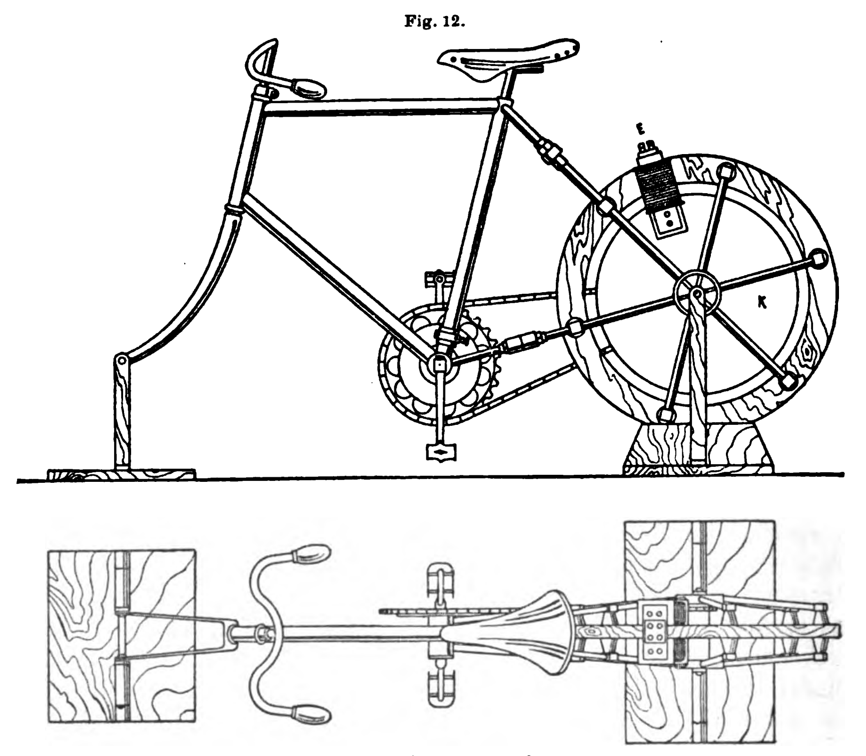
Aus diesen Versuchen geht hervor, daß bei der Arbeit mit den unteren Extremitäten (Steigen bergauf) der Wirkungsgrad etwa 30% sowie bei Arbeit mit den oberen Extremitäten etwa 25% beträgt; bei geringerer Übung konnte der Wirkungsgrad auf 18, ja auf 14% herabsinken.

Bei gewöhnlichem Gang betrug der Energieverbrauch für die horizontale Fortbewegung von 70 *kg* um 1000 *m* etwa 40 Calorien; beim schnellsten Gang stieg die Verbrennung für die gleiche Arbeit auf etwa 79 Calorien.

Direkte calorimetrische Untersuchungen über den Wirkungsgrad der menschlichen Muskeln sind bisher nur von *Atwater, Benedict* und ihren Mitarbeitern ausgeführt worden.

Bei der letzten Reihe dieser Versuche wurde als Arbeitsapparat ein stationäres Fahrrad benutzt, in dem das hintere Rad durch eine kupferne Scheibe von $40^1/_2$ *cm* Diameter und 6 *mm* Dicke ersetzt war (Fig. 12). Ein hölzerner Ring umgab die Scheibe und trug oben einen Elektromagneten. Dieser wurde durch einen Kettenstrom gespeist, dessen Stärke in geeigneter Weise abgestuft und gemessen werden konnte. Das magnetische Feld dehnte sich so weit hinaus, daß die kupferne Scheibe in der Mitte dieses Feldes mit nur einem ganz kleinen Raum zwischen ihrer Oberfläche und der des Magneten sich bewegte. Der hier stattfindende Widerstand war also

Fig. 12.



Stationäres Fahrrad zur Bestimmung der Arbeitsgröße, nach *Benedict* und *Milner*.

vollständig von der magnetischen Induktion abhängig. Dabei wurde die Scheibe erwärmt und die von ihr abgegebene Wärme im Calorimeter gemessen. Eine einfache Vorrichtung registrierte die Zahl der Umdrehungen.

Die bei einer Umdrehung entwickelte Wärmemenge betrug bei einer Stromstärke von 0·7 Amp. 0·0128 und bei einer von 1·25 Amp. 0·0231 Calorien; die Umdrehung der Scheibe ohne den Strom rief eine Wärmeentwicklung von 0·001547 Calorien hervor.

Das unmittelbare Resultat einiger an drei Versuchspersonen ausgeführten Versuche ist folgendes. (Hierbei ist, um den Vergleich des Energiewechsels bei Arbeit und Ruhe streng durchzuführen, nicht der Energie-

wechsel pro 24 Stunden, sondern nur der für die Arbeitsstunden an sich inkl. der dabei stattfindenden Pausen und für die entsprechenden Stunden bei den Ruheversuchen benutzt worden.)

Wärmeperson	Ber. für Stunden	Ruhewert Cal.	Gesamtwärme Cal.	Wärme-äquivalent der Muskelarbeit; Calorien	Überschuß gegen die Ruhetage; Calorien	Wirkungsgrad in Prozent
J. C. W.	12	1340	4071	586	2731	21·5
B. F. D.	12	1244	3421	419	2177	19·2
A. L. L.	12	1277	3588	459	2311	19·9
"	19	2205	6843	957	4638	20·6
N. B.	1	91	511	89	420	21·0

Als Mittel des Wirkungsgrades ergibt sich aus diesen Versuchen 20·4%. Die größte Abweichung nach oben und unten beträgt 1·1 beziehungsweise 1·2%.

Hierbei kommt indessen folgendes in Betracht. Wie der Arbeitsapparat bei diesen Versuchen gebaut war, wurde von der geleisteten Arbeit nur dasjenige Quantum gemessen, welches als Erwärmung der rotierenden kupfernen Scheibe und bei der Friktion in der Achse erschien; dagegen fiel die bei den Bewegungen der Beine an und für sich geleistete Arbeit bei der Berechnung der tatsächlichen Arbeitsgröße ganz aus. Der Wirkungsgrad wurde hierdurch etwas zu niedrig angegeben.

Bei den Versuchen an A. L. L. und N. B. wurde diese Lücke ausgefüllt, indem durch besondere Versuche die Energieentwicklung bei leerem Gang der Scheibe bestimmt und dann die entsprechende Reduktion vorgenommen wurde.

In dieser Weise wurde der Wirkungsgrad bei der Arbeit mit den unteren Extremitäten bei A. L. L. gleich 21·9 und bei N. B., einem professionellen Radfahrer, gleich 24·8% gefunden.

Bei der im täglichen Leben vom Körper geleisteten Arbeit müssen indessen nicht allein diejenigen Leistungen, welche bei der Berechnung des exquisiten Wirkungsgrades in Betracht kommen, sondern auch alle anderen dabei direkt oder indirekt beteiligten Muskelbewegungen, sowie auch die verstärkte Tätigkeit des Herzens und der Atemmuskeln berücksichtigt werden. Daher ist es wohl am richtigsten, den für eine gewisse Leistung eintretenden Mehrverbrauch ohne irgend welche Reduktion als Ausdruck des Wirkungsgrades aufzufassen. Auf Grund dessen werde ich im Anschluß an die Resultate von *Benedict* und *Milner* den Wirkungsgrad bei der Muskelarbeit auf rund 20% veranschlagen. Eine Arbeit von 100.000 *kg-m* (= 235·2 Calorien) würde daher eine Zunahme des Energiewechsels um 1176, rund 1200, Calorien erfordern. Da der Energiewechsel bei gewöhnlicher Ruhe und Nahrung, pro 70 *kg* berechnet, etwa 2400 Calorien beträgt, würde der ganze Energieumsatz bei einer Arbeitsleistung von 100.000 *kg-m* 2400 + 0·012 A Calorien betragen, wo A die Arbeit in Kilogramm-Metern bezeichnet.

Um die Berechtigung dieser Formel zu prüfen und auch die zufälligen Abweichungen möglichst auszuschließen, habe ich in folgender Tabelle 31 von *Atwater, Benedict* und *Milner* ausgeführte Versuche je nach der Größe der geleisteten Arbeit gruppiert und die direkt gefundene Wärmeabgabe mit der nach der obigen Formel berechneten Wärmebildung verglichen.

Zahl der Versuche	Arbeitsmenge		Ges.-Wärmebildung gefunden	Ges.-Wärmebildung berechnet	Differenz	
	kg-m	Calorien			Calorien	Prozent
9	99.000	233	3649	3588	— 61	1·7
1	130.500	307	4133	3966	—168	4·1
4	194.700	458	4688	4736	+ 48	1·0
15	237.600	559	5209	5251	+ 42	0·8
1	406.700	957	7137	7280	+143	2·0
1	629.900	1482	9314	9954	+644	6·9

Es ist zu bemerken, daß bei dem letzten Versuche der aus dem Stoffwechsel berechnete Energieverbrauch 667 Calorien größer war als die direkt bestimmte Wärmeabgabe, was zeigt, daß hier irgend ein Fehler unterlaufen ist. Wenn wir diesen Versuch vernachlässigen, ist die mittlere Differenz $\pm$ 92 Calorien oder in Prozenten der gefundenen Wärmeabgabe $\pm$ 1·9.

Je nach der Größe der zu leistenden Arbeit können wir daher etwa folgende Zahlen für den täglichen Energieverbrauch (netto) aufstellen:

Arbeitsgröße; *kg-m*	Energieverbrauch; Calorien
50.000	2400 + 600 = 3000
100.000	2400 + 1200 = 3600
150.000	2400 + 1800 = 4200
200.000	2400 + 2400 = 4800 usw.

Es würde also keinerlei Schwierigkeiten bereiten, für jede Arbeitskategorie den notwendigen Energieverbrauch festzustellen, wenn wir nämlich die in verschiedenen Gewerben geleistete Arbeit in absolutem Maß angeben könnten, was indessen leider nicht der Fall ist.

Man hat allerdings einige Versuche ausgeführt, um das tägliche Arbeitsquantum eines erwachsenen Arbeiters zu bestimmen. Die hierbei ausgeführte Arbeit stellte in den meisten Fällen aber keine eigentliche gewerbliche Arbeit dar und die betreffenden Versuche haben ihre Bedeutung und ihr Interesse eigentlich nur dadurch, daß sie Zahlenangaben darüber mitteilen, was der Mensch überhaupt leisten kann.

Zu den soeben besprochenen Arbeitsversuchen von *Atwater, Benedict* und *Milner*, bei welchen eine tägliche Leistung von 99.000 bis zu 629.000 *kg-m* ausgeführt wurde, sind in dieser Hinsicht noch folgende, auf einen achtstündigen Arbeitstag bezogene Leistungen zu erwähnen: Treppensteigen oder Bergaufgehen 302.400 *(Weisbach)*, 280.000 *(Navier)*, 205.000 *(Coulomb)*, Zieharbeit 316.800 *(Weisbach)*, Arbeit im Tretrad 259.000

(Navier), Ziegeltragen 282.000 *(Coignet)*, an der Winde 207.000 *(Navier)*, Handkurbel *(Navier)* 173.000 *kg-m*. Unter Benutzung der obigen Formel würde die entsprechende Zunahme des Stoffwechsels dem bei der Ruhe gegenüber 2076 bis zu 3792 Calorien und der ganze Energiewechsel (netto) 4476—6192 Calorien betragen haben.

Aus diesen Angaben lassen sich indessen keine Zahlen für die im täglichen Leben vorkommenden Arbeitsleistungen herleiten. Auch die indirekten Bestimmungen von *Wolpert*, bei welchen die Zunahme der Kohlensäureabgabe bei gewerblicher Arbeit für Perioden von 3 bis 5 Stunden bestimmt und daraus die Größe der geleisteten Arbeit unter der Annahme, daß ein Zuwachs von 0·001 *g* Kohlensäure einer Arbeit von 0·3 *kg-m* entspricht (der Wirkungsgrad etwa 25%), berechnet wurde, gestatten in dieser Hinsicht keine weitergehenden Ausblicke, denn die hier stattgefundenen Arbeitsleistungen müssen doch als gar zu klein für einen mittleren Arbeiter aufgefaßt werden. Sie betrugen nämlich für einen Zeichner 4000, für einen mechanischen Arbeiter 4100, für einen Damenschuhmacher 4500 und für einen Herrenschuhmacher 8000 *kg-m* pro Stunde, also für einen Arbeitstag von 8 Stunden höchstens 64.000 *kg-m*.

Als Kostmaß für einen mittleren Arbeiter hat *Voit* eine Bruttozufuhr aufgestellt, die netto (d. h. mit Abzug von 10% für den Kot) für einen Mann von 70 *kg* Körpergewicht 2872 Calorien betragen würde. Für die wirkliche Arbeitsleistung blieben hier, bei Abzug von 2400 Calorien für den Ruhestoffwechsel, 472 Calorien übrig; die Arbeit würde dann nur etwa 40.000 *kg-m* ausmachen.

Eine solche Kost kann nicht gut als zureichend für einen mittleren Arbeiter bezeichnet werden. Auch finden wir in den Ermittlungen über die Nahrung bei frei gewählter Kost, welche im folgenden Abschnitt zusammengestellt sind, daß überall, wo die Arbeit nicht gar zu klein ist, die tägliche Energiezufuhr nicht unwesentlich größer gewesen ist als die im *Voit*schen Kostmaß enthaltene.

Es scheint mir, daß eine tägliche Arbeit von etwa 100.000 *kg-m* als Leistung eines mittleren Arbeiters gar nicht als übermäßig groß zu bezeichnen ist. Bei einem solchen würde der gesamte Energieverbrauch etwa 2400 + 1200 = 3600 Calorien und also die nötige Energiezufuhr (brutto) 4000 Calorien betragen.

Die Verteilung der Nahrung auf Eiweiß, Fett und Kohlehydrate.

In welchem gegenseitigen Verhältnis die verschiedenen organischen Nahrungsstoffe den Energiebedarf decken sollen, darüber lassen sich auf Grund von Laboratoriumsversuchen kaum irgend welche bestimmte Angaben machen, denn diese Versuche können bestenfalls nur zeigen, daß eine Kombination dieser Stoffe günstig oder befriedigend ist, vermögen aber keinen Beweis dafür zu liefern, daß das gleiche Resultat oder vielleicht ein noch günstigeres nicht auch durch eine andere Kombination erreicht werden könnte.

Da aber andrerseits die hierhergehörigen Untersuchungen die betreffende Frage demnach in vielerlei Hinsicht aufgeklärt haben, ist es angezeigt, dieselben hier etwas zu erörtern.

* * *

Unter den organischen Nahrungsstoffen nimmt das Eiweiß insofern eine besondere Stellung ein, daß es dem Körper ganz unentbehrlich ist, wie daraus hervorgeht, daß bei einer eiweißfreien Kost noch so große Mengen von Fett und Kohlehydraten nicht vermögen, den Körper zu erhalten.

Dies ist dadurch bedingt, daß der Körper, auch wenn ihm kein Eiweiß in der Kost zugeführt wird, dennoch ununterbrochen Eiweiß zerstört und also auf das in ihm selber angesetzte Eiweiß zehrt. Unter solchen Verhältnissen muß der Körper also bald zugrunde gehen.

Nun weiß man ferner, daß der erwachsene Körper vermag, sich mit den verschiedensten Eiweißmengen in der Kost in Gleichgewicht zu setzen, d. h. die Summe des im Harn und Kot abgegebenen Stickstoffes ist innerhalb weiter Grenzen gleich der in der Kost aufgenommenen Stickstoffmenge.

Den Beweis für diesen Satz haben in erster Linie die überaus zahlreichen Versuche von *Voit* am Hunde geliefert; daß dasselbe auch beim Menschen stattfindet, darüber lassen die hierher gehörigen Erfahrungen gar keinen Zweifel bestehen.

Was uns hier interessiert, ist nicht die Frage nach der oberen Grenze des Eiweißgleichgewichtes; diese fällt nämlich mit dem Vermögen des Darmes, das Eiweiß zu bewältigen, zusammen, denn selbst bei den größten Eiweißmengen, welche genossen, verdaut und aufgesogen werden können, tritt früher oder später das Gleichgewicht ein. Übrigens kann nie die Rede davon sein, einem Menschen derartige Mengen von Eiweiß unter anderen als ganz exzeptionellen Verhältnissen zuzuführen. Wir haben uns daher nur mit der unteren Grenze des Eiweißgleichgewichtes zu beschäftigen.

Wenn man einem erwachsenen Menschen eine Kost gibt, die an Calorien genügend ist, reichlich Kohlehydrate, aber kein Eiweiß enthält, so sinkt die Eiweißzersetzung im Körper binnen wenigen Tagen auf ein Minimum herab, welches, nach der gesamten Stickstoffabgabe im Harn und Kot berechnet, etwa 30 *g* beträgt *(Landergren)*.

Nun hat man weiter zeigen können, daß, immer unter der Voraussetzung einer dem Bedarf des Körpers entsprechenden Calorienzufuhr, Eiweißgleichgewicht bei einer täglichen Eiweißaufnahme von etwa derselben Größe — 30 bis 40 *g* oder etwas mehr — erreicht wird *(Hirschfeld, Kumagawa, Klemperer, Sivén, Peschel)*.[1])

Da sich diese Erfahrungen indessen auf kurzdauernde Laboratoriumsversuche stützen, können sie nicht als ein Beweis dafür gelten, daß eine derartige eiweißarme Kost auf die Dauer dem Körper zuträglich ist.

---

[1]) Wenn nichts anderes ausdrücklich angegeben wird, sind im folgenden die Angaben über den Eiweißumsatz auf ein mittleres Körpergewicht von 70 *kg* berechnet.



Um so wichtiger sind daher in dieser Hinsicht die Versuche von *Neumann* und von *Chittenden*. Ersterer genoß während 10 Monaten eine Kost mit etwa 70 *g* Eiweiß und war dabei im Gleichgewicht.

Chittendens Versuche erstrecken sich teils auf ihn selber und vier seiner Assistenten, teils auf 13 Soldaten der Armee der Vereinigten Staaten, teils endlich auf 8 Studenten, also insgesamt auf 26 Individuen.

Die der ersten Reihe gehörigen Versuche erstreckten sich über eine Zeit von 226 bis 258 (in einem Falle nur 158) Tagen. Als allgemeines Resultat geht aus denselben hervor, daß das Eiweißgleichgewicht bei einer Zufuhr von etwa 45 bis 70 *g* bestehen bleiben kann.

Die Beobachtungen an den Soldaten beziehen sich bei 11 Individuen auf 106 bis 139 Tage, bei 2 auf 107 bzw. 80 Tage. Auch hier stellte es sich heraus, daß das Eiweißgleichgewicht bei einer Zufuhr von etwa 60 bis 70 *g* erhalten bleibt.

Die dritte Reihe wurde an Studenten ausgeführt, welche in Körperübungen sehr gut trainiert waren; sie wurden durchschnittlich 64 Tage beobachtet (in einem Falle nur 43 Tage). Zum Eiweißgleichgewicht genügte hier eine Zufuhr von etwa 55 bis 65 *g* pro Tag.

Ist es nun gestattet, aus diesen Erfahrungen zu folgern, daß das Eiweiß in der Kost etwa auf 60 bis 70 *g* herabgedrückt werden soll, und folgt aus ihnen, daß den Anforderungen auf Eiweiß in einem Kostmaß für einen körperlich arbeitenden, gesunden, erwachsenen Menschen mit dieser Menge genügt wird?

Meiner Meinung nach keineswegs, denn diese Versuche beweisen weder mehr noch weniger, als daß der Mensch bei einer Eiweißzufuhr dieser Größe sich in gutem Ernährungszustande und bei, wie es scheint, völliger Leistungsfähigkeit befinden kann, sie sagen aber absolut nichts darüber, wie groß diejenige Eiweißmenge ist, die dem Körper am besten paßt.

Aus experimentellen Gründen dürfte daher kaum ein Normalmaß für die Eiweißzufuhr aufgestellt werden können, wenn wir uns nicht darauf beschränken wollen, als niedrigste gestattete Grenze eine bestimmte Zahl anzugeben.

Wie die unten näher zu besprechenden Ermittlungen über die frei gewählte Kost ergeben, ist die dabei genossene Eiweißmenge im allgemeinen verhältnismäßig groß. Dies hat seinen Grund wesentlich darin, daß die meisten unserer gewöhnlichen Nahrungsmittel ziemlich reich an Eiweiß sind, wodurch es auch nicht ganz geringe Schwierigkeiten darbietet, eine Kost zusammenzustellen, welche einerseits eine genügende Calorienmenge repräsentiert, andrerseits aber arm an Eiweiß ist.

Dieser Umstand bewirkt, daß eine Nahrung, die in bezug auf den Caloriengehalt genügend ist, und die außerdem den berechtigten Anforderungen an qualitativer Beschaffenheit und Umwechselung genügt, unzweifelhaft eine völlig zureichende Menge von Eiweiß enthält, ohne daß diese besonders fixiert werden muß.

* * *

Daß Kohlehydrate in der Kost des Menschen notwendig vorhanden sein müssen, hat *Landergren* dargetan, indem er gezeigt hat, daß die Eiweißzersetzung im Körper bei einer ausschließlichen Fettdiät entschieden größer ist als bei reiner Kohlehydratnahrung.

Ob der Körper auch einen spezifischen Bedarf an Fett hat, läßt sich nicht mit der gleichen Deutlichkeit nachweisen. Indessen lehrt uns die Erfahrung, daß überall, wo die freigewählte Kost von dem Menschen verbessert wird, dies wesentlich durch vermehrte Zugabe von Fett geschieht. So stellt gerade die größere Fettmenge den charakteristischen Unterschied der Kost der besser situierten Klassen der Gesellschaft dar, und in der Arbeiterkost finden wir an den Feiertagen eine größere Fettmenge als während der Wochentage *(Hultgren* und *Landergren).*

Es ist möglich, daß diese und andere in derselben Richtung gehenden Erfahrungen einfach nur darauf beruhen, daß das Fett die Nahrung schmackhafter macht, daß also das Fett, ganz wie das Kochsalz, sowohl ein Nahrungsmittel als ein Genußmittel darstellt. Andrerseits läßt es sich aber denken, daß die Verdauungsvorgänge besser und zweckmäßiger verlaufen, wenn die Kost nicht gar zu einseitig ist, und endlich ist es auch nicht unmöglich, daß bei den im Körper stattfindenden Zersetzungsprozessen dem Fett eine besondere, uns bisher nicht näher bekannte Rolle zukommt.

Dem sei, wie ihm wolle, die Hauptsache bleibt jedenfalls, daß der Körper, aus dem einen oder anderen Grunde, eine gewisse Menge Fett in seiner täglichen Kost braucht, und daß diese Menge nicht zu klein sein darf. Wie groß sie sein soll, darüber können wir auf Grund von experimentell festgestellten Tatsachen gar nichts sagen.

Die Quelle der Muskelkraft.

Nach einer von *Liebig* ausgesprochenen und ihrer Zeit allgemein gültigen theoretischen Anschauung würden die Eiweißkörper die Quelle der Muskelkraft darstellen, d. h. die Muskeln würden ihre Leistungen nur auf Kosten des Eiweißes ausüben können. Bei jeder Muskeltätigkeit würde nämlich die lebende Substanz selber zugrunde gehen und der solcher Art entstandene Verlust sollte durch das in der Kost aufgenommene Eiweiß wieder ersetzt werden.

Die näheren Untersuchungen über diesen Gegenstand, welche wir vor allem *Voit* verdanken, ergaben indessen, daß einerseits die Größe der Eiweißzersetzung beim ruhenden, erwachsenen Körper durch Variationen der Eiweißzufuhr höchst beträchtlich variieren konnte, während andrerseits die Eiweißzersetzung, bei unveränderter Eiweißaufnahme, durch die körperliche Arbeit wenig oder gar nicht beeinflußt wurde.

Dagegen stellte sich, wie schon *Lavoisier* wußte, bei der Arbeit eine der Größe derselben entsprechende Zunahme der Kohlensäureabgabe und des Sauerstoffverbrauches ein, was so deutlich wie möglich dartat, daß die körperliche Arbeit nicht auf Kosten des Eiweißes, sondern auf Kosten der stickstofffreien Nahrungsstoffe stattfindet. Nur wenn letztere nicht in ge-

nügender Menge zur Verfügung stehen, tritt bei der körperlichen Arbeit auch eine Steigerung der Eiweißzersetzung ein.

Als Beispiel, wie sich der Stoffwechsel unter normalen Verhältnissen bei der Arbeit verändert, seien hier nach *Benedict* und *Milner* folgende Versuche mitgeteilt:

Versuchsperson	Eiweißumsatz in Gramm	Fettumsatz in Gramm	Kohlehydratumsatz in Gramm	Anmerkungen
B. F. D.	98·2	47·6	335·5	Ruhe
„	107·8	152·7	653·0	Arbeit
A. L. L.	129·9	117·7	261·6	Ruhe
„	96·5	140·0	781·2	Arbeit
„	111·3	346·0	325·4	„

Das Wärmeäquivalent der Arbeit betrug bei B. F. D. 419 und bei A. L. L. 459 Calorien.

Bei diesem trat bei der Arbeit sogar eine Abnahme des Eiweißumsatzes ein, bei B. F. D. begegnen wir dagegen einer kleinen Zunahme um 9·6 *g* Eiweiß = etwa 40 Calorien.

Die Zunahme des Umsatzes von Fett und Kohlehydraten ist um so mehr bedeutend. Bei B. F. D. beträgt sie 105·1 *g* Fett und 317·5 *g* Kohlehydrate, bei A. L L. im ersten Arbeitsversuche bei Kohlehydratdiät 22·3 *g* Fett und 519·6 *g* Kohlehydrate, im zweiten Arbeitsversuche mit Fettdiät 228·3 *g* Fett und 63·8 *g* Kohlehydrate = im ersten Falle 2337, im zweiten 2385 Calorien.

Die Qualität der Kost (die Genußmittel).

Die Kost soll nicht allein dem Körper alles bringen, was er für seinen Unterhalt und seine Leistungen braucht, sie muß außerdem noch die Eßlust anregen, so daß die Nahrungsaufnahme etwas angenehmes und behagliches wird.

Das Verdienst, auf diesen Umstand kräftig hingewiesen zu haben, gebührt *Voit*.

Vor der Zeit, als *Voit* seine Bemerkungen hierüber erscheinen ließ, wußte man wohl, daß ein Gemenge aus Eiweiß, Fett, Stärke, Wasser und Aschebestandteilen, welches alle Nahrungsstoffe in genügender Menge darbot, jedoch nicht genügte, gerade weil es an etwas, was die Eßlust erregte, mangelte. Nur unter dem Einfluß eines gewaltigen Hungers konnten sich Menschen und Tiere dazu zwingen, ein solches Gemenge zu verzehren und selbst dann nur in ungenügender Menge. Man verstand aber nicht, daß hierin die Äußerung einer physiologischen Notwendigkeit vorlag, sondern faßte den Widerwillen gegen eine geschmacklose Kost als Ausdruck der Genußsucht oder etwas dergleichen auf, wie es sich aufs deutlichste aus der damaligen Anordnung der Kost in den Gefängnissen ergibt. Es zeigte sich indessen immer deutlicher, daß die dort verabreichte, fade und äußerst geschmacklos bereitete Kost, die übrigens in sehr geringer Abwechslung in derselben Gestalt immer wiederkehrte, nicht selten einen solchen Wider-

willen und eine solche Abneigung hervorrief, daß die Gefangenen auch beim größten Hungergefühl nicht imstande waren, sie zu genießen, ja daß bei vielen schon der Anblick und der Geruch desselben hinreichte, um Brechreiz und Würggefühl zu erzeugen.

Angesichts dieser Umstände war *Voits* Hervorheben der Bedeutung der Schmackhaftigkeit der Kost wahrhaft als ein erlösendes Wort zu begrüßen, und es hat auch überall seinen segensreichen Einfluß ausgeübt.

Wie jede Tätigkeit des Körpers muß auch das Geschäft der Aufnahme der Speise mit einer angenehmen Empfindung verknüpft sein — so lautet in seiner großen Allgemeinheit das betreffende Maxim von *Voit*.

In erster Linie wird diese Anforderung durch alle diejenigen Stoffe erfüllt, welche den Speisen den eigentümlichen uns angenehm dünkenden Geschmack und Geruch verleihen. Hierher gehört außerdem noch das, was sonst die Aufnahme von Nahrung angenehm macht: das saubere Auftischen der Speisen, das fröhliche Tischgespräch usw. Alles dies wird von *Voit* unter den gemeinsamen Namen Genußmittel zusammengefaßt.

Mit wahrem Scharfblick wies *Voit* nach, daß die Genußmittel unter Vermittlung des Nervensystems ihren günstigen Einfluß auf die Vorgänge der Verdauung und Ernährung ausüben. Zunächst wirken die schmeckenden und riechenden Substanzen der Speisen, nachdem sie uns durch Erregung der Geschmacks- und Geruchsorgane eine angenehme Empfindung ausgelöst, noch auf viele andere Teile, namentlich des Darmkanales, ein und bereiten letzteren für die Verdauung auf irgend eine Weise vor. Es wird im ersten Falle Speichel reichlich abgesondert, was schon durch die Vorstellung oder den Anblick eines uns zusagenden Gerichtes bedingt wird, so daß uns der Speichel im Munde zusammenläuft. Das gleiche läßt sich für die Magensaftdrüsen dartun; man ist imstande, an Hunden mit künstlich angelegten Magenfisteln zu zeigen, wie plötzlich an der Oberfläche Saft hervorquillt, wenn man den nüchternen Tieren ein Stück Fleisch vorhält, ohne es ihnen zu geben. Es setzt sich diese Wirkung, wie *Voit* hervorhebt, wahrscheinlich vom Magen aus auch zu den Drüsen und Blutgefäßen des Darmes fort. Nur solange es schmeckt, ist es möglich, zu essen. Etwas Geschmackloses oder schlecht Schmeckendes und Ekelhaftes dagegen vermögen wir nicht zu verschlucken; bei einer nicht begehrenswerten und nicht appetitlichen Speise treten in der Tat die angegebenen Erscheinungen nicht mehr ein, sondern es erfolgen vielmehr durch andere Übertragungen Zusammenziehungen der Muskeln des Rachens, der Speiseröhre, des Magens, sowie der Muskeln, welche die Brechbewegungen bedingen, wie das Würgen und das Abgegessensein der Gefangenen nach längerer Aufnahme einer monotonen Kost am deutlichsten zeigt.

Ich habe diese Ausführungen *Voits* wörtlich wiedergegeben, um zu zeigen, wie richtig er die Bedeutung der Genußmittel vom Anfang an erkannte. Später ist diese Anschauung durch die vielfach variierten, außerordentlich bedeutungsvollen Untersuchungen von *Pavlow* in weitestem Maße bestätigt und erweitert worden.

II. Die Ernährung bei frei gewählter Kost.

Wie stimmen nun die aus den zahlreichen, über eine lange Reihe von Jahren sich erstreckenden Laboratoriumsversuchen gewonnenen Prinzipien für die Ernährung des Menschen mit den Erfahrungen über die Menge und die Zusammensetzung der frei gewählten Kost überein?

Werden diese Grundsätze durch die betreffenden Erfahrungen bestätigt, oder begegnen wir im wirklichen Leben Umständen, die uns bei der experimentellen Bearbeitung der Nahrungslehre entgangen sind und daher noch auf eine theoretische Deutung warten, bzw. unsere theoretischen Anschauungen unsicher machen?

Und schließlich, ist es an der Hand der Resultate der experimentellen Nahrungslehre möglich, die frei gewählte Kost zu prüfen und wie fällt eine solche Prüfung aus?

Zur Beantwortung dieser und anderer hiermit im Zusammenhang stehenden Fragen besitzen wir eine Menge von Ermittlungen über die Beschaffenheit, Zusammensetzung und Menge der bei freier Wahl von verschiedenen Bevölkerungsgruppen genossenen Kost.

Insoferne sich diese Untersuchungen auf einzelne Individuen oder einzelne Familien beziehen, sind sie, trotz ihrer verhältnismäßig großen Anzahl, bei weitem nicht genügend, um ein befriedigendes Bild von der Ernährung größerer Bevölkerungsgruppen in verschiedenen Gewerben und in verschiedenen Ländern zu geben. Alles, was wir in dieser Hinsicht kennen gelernt haben, stellt nur einen Anfang und ein Bruchstück dar, und es sind zur Lösung dieser Frage noch sehr ausgedehnte Forschungen nötig.

Da ich keine Veranlassung habe, die rein statistischen Erhebungen über den Konsum von Nahrungsmitteln in einem Lande, in einer Provinz, einer Stadt usw. hier zu besprechen, werde ich bei der folgenden Darstellung der Ernährung bei freier Wahl der Kost hauptsächlich die Frage berücksichtigen, was wir aus diesen in bezug auf die allgemeine Lehre von der Ernährung des Menschen lernen können.

Daher werde ich die Kostmaße nicht nach den Ländern, woselbst sie beobachtet wurden, sondern nach der in ihnen enthaltenen Energiemenge gruppieren, da schließlich diese, vorläufig wenigstens, den besten Ausdruck für den Nahrungsbedarf des Körpers abgibt, und der Nahrungsbedarf seinerseits, bei armen Leuten wenigstens, einen Ausdruck der vom Individuum zu leistenden körperlichen Arbeit darstellt.

Hierbei muß noch ein bestimmter Unterschied zwischen Untersuchungen, die sich auf einzelne Individuen beschränken, und solchen, welche sich auf die Beobachtung des Nahrungsmittelverbrauches bei einer aus mehreren Mitgliedern verschiedenen Alters und Geschlechts bestehenden Familie stützen, gemacht werden, denn die in letztem Falle nötige Reduktion auf den Verbrauch eines erwachsenen Mannes wird ja, wie schon bemerkt, immer mit einem gewissen Fehler behaftet sein, der unter Umständen sogar sehr groß sein kann.

Auch in bezug der Angaben über die von der Familie verbrauchten Mengen der einzelnen Rohwaren können bedeutende Fehler unterlaufen, insbesondere wenn die Angaben von der Familie selbst geliefert worden sind. Wenn wir z. B. erfahren, daß in einer aus einem Mann und zwei erwachsenen Frauen bestehenden Familie der tägliche Verbrauch (brutto) für den Mann, einem Sodawasserfabrikanten, zu 6155 Calorien mit 322 *g* Eiweiß, 260 *g* Fett und 589 *g* Kohlehydraten und für die Frauen zu 4924 Calorien berechnet wird, so müssen wir doch sagen, daß hier irgendwo ein sehr bedeutender Fehler stattfinden muß. Und ebensowenig wahrscheinlich ist es, daß ein tschechischer Lehrer in Chicago durchschnittlic h5340 Calorien mit 219 *g* Eiweiß, 261 *g* Fett und 491 *g* Kohlehydraten genießen würde.

In diesen Fällen ist der Fehler aller Wahrscheinlichkeit nach dadurch verursacht worden, daß die betreffenden Familien absichtlich ihren Konsum zu hoch angegeben hatten. Dieser Umstand gewinnt durch folgende Angaben von *Milner* eine interessante Beleuchtung. Bei einer Enquete in Chicago wurden die Ernährungsverhältnisse bei 25 Familien durch besonders geschulte Personen sehr sorgfältig untersucht. Bei 28 anderen Familien, deren Lebensverhältnisse mit denen der ersteren übereinstimmten, wurden von den Familien selbst Angaben erhalten. Bei den ersteren betrug der berechnete Verbrauch für einen erwachsenen Mann und Tag durchschnittlich 116 *g* Eiweiß und 3160 Calorien, bei den letzteren 147 *g* Eiweiß und 3550 Calorien, also ein Unterschied von 27 bzw. 12%.

Bei der Berechnung der Zusammensetzung der Kost nach der Zusammensetzung der Rohwaren wird allerdings der grobe Abfall, wie Knochen u. dgl., immer berücksichtigt, denn Angaben darüber sind ja überall zugänglich. Dagegen ist der Tischabfall bei vielen der hierher gehörigen Untersuchungen unberücksichtigt geblieben, was seinerseits die Fehler der Berechnung in einem gewissen Grade vermehren muß.

Es empfiehlt sich daher, bei der Besprechung der Erfahrungen über die Ernährung bei frei gewählter Kost die mehr individuellen Beobachtungen von denen, welche sich auf eine nach Familien durchgeführte Enquete stützen, zu trennen. Ich werde daher in den folgenden Tabellen ausschließlich Angaben ersterer Art aufnehmen und die Resultate der Familienenquete nur bei der Besprechung der Tabellen berücksichtigen.

Auch in bezug auf die zu der ersten Kategorie gehörigen Beobachtungen finden sich in der Art und Weise, wie die Zusammensetzung der Kost untersucht wurde, mehr oder weniger bedeutende Differenzen. Um ein etwas größeres Material zu meiner Verfügung zu haben, werde ich trotz dieser Unterschiede alle betreffenden Kostmaße in einem Zusammenhang erörtern und bemerke nur, um die Exaktheit der einzelnen Angaben etwas zu beleuchten, betreffend die bei den verschiedenen Untersuchungen benutzten Methoden, daß den Arbeiten von *Albertoni* und *Novi*, *Atwater* und *Bryant, Manfredi, Moquette, Slosse* und *van de Weyer, Sundström* (finnländische Bauern), *Woods* und *Mansfield* direkte Analysen der Kost zugrunde liegen; die Ermittlungen von *Forster, Hultgren* und *Landergren,*

Lavonius und *Voit* stützen sich teils auf direkte Analyse, teils auf Mittelzahlen aus früheren Analysen; die Untersuchungen von *Erismann, Jürgensen, Ohlmüller, Ranke, Steinheil, Studemund* und *Sundström* (finnländischer Landarbeiter und Studenten) beziehen sich ausschließlich auf Anwendung der zugänglichen Mittelzahlen.

Streng individuell sind die Beobachtungen von *Albertoni* und *Novi, Atwater* und *Bryant, Forster, Hultgren* und *Landergren, Jürgensen, Lavonius, Manfredi, Moquette, Slosse* und *van de Weyer*, *Sundström* (finnländische Bauern), *Voit* und *Woods*, während sich die Angaben von *Erisman, Ohlmüller, Ranke, Steinheil, Studemund, Sundström* (finnländische Landarbeiter und Studenten) und *Voit* (Trappist) auf die von größeren oder kleineren, im großen und ganzen sehr homogenen Genossenschaften verzehrte Kost beziehen.

Die Untersuchungen über die von ganzen Familien genossene Kost sind in großem Umfange in den Vereinigten Staaten unter Leitung von *Atwater* ausgeführt worden. Hierzu kommen noch ähnliche, sehr ausgedehnte Untersuchungen von *Slosse* und *Waxweiler* in Belgien (1065 Familien) sowie kleinere Reihen von *Paton*, *Dulop* und *Inglis* in Edinburgh (13 Familien), *Rowntree* in York (16 Familien), *Sundström* in Finnland (80 Familien) usw.[1])

I. Kostmaße mit weniger als 2000 Calorien brutto.

Nr.	Charakteristik	Eiweiß	Fett	Kohlehydrate	Calorien	Autor
1	Goldarbeiter, Utrecht	51	35	257	1952[2])	*Moquette*
2	Bettler, Italien . . .	65	28	354	1982	*Manfredi*
3	Schuhmacher, Italien	72	29	349	1997	*Manfredi*

Durchschnittlich beträgt die Calorienzufuhr 1977 Calorien und mit Abzug von 10% für den Kot 1779 Calorien. Das Körpergewicht der Versuchspersonen war 62, 50, 55 *kg*, im Durchschnitt also etwa 56 *kg*. Die Nahrungsaufnahme würde daher brutto 35·3, netto 31·8 Calorien pro Kilogramm Körpergewicht ausgemacht haben. Wie ersichtlich, stimmt die letztere Zahl ziemlich nahe mit der Zahl überein, die wir oben für die Größe des Stoffwechsels bei einem nicht arbeitenden erwachsenen Mann herleiteten. Es ist deutlich, daß diese Versuchspersonen bei ihrer Nahrung keiner stärkeren körperlichen Arbeit fähig waren.

Die hier aufgenommenen Eiweißmengen sind sehr gering und zeigen, daß der erwachsene Mensch auch auf die Dauer vermag, sich mit einer verhältnismäßig geringen Eiweißzufuhr zu erhalten, liefern aber keineswegs

[1]) Um diese Darstellung nicht zu umfangreich zu machen, habe ich die Untersuchungen über die Kost der Japaner nicht aufgenommen, da es bei deren Besprechung unter anderem notwendig gewesen wäre, die verschiedene Körpergröße der Japaner und der Europäer und Amerikaner besonders zu beachten. Auch die Enquete von *Slosse* und *Waxweiler* habe ich nicht näher berücksichtigen können. Übrigens erheben die folgenden Tabellen keinen Anspruch auf Vollständigkeit.

[2]) Davon 369 Calorien in Alkohol.

Beweise dafür, daß diese Menge vorteilhaft wäre, wie ja die betreffenden Kostmaße nur dartun, daß die aus Laboratoriumsversuchen berechnete Menge für den kleinsten Verbrauch auch im wirklichen Leben zutrifft.

In den amerikanischen Untersuchungen über den Verbrauch von Nahrungsmitteln in einzelnen Familien finden wir nicht ganz wenige Kostmaße, welche mit den soeben erwähnten nahe übereinstimmen. Bei einer absoluten Zufuhr von 1600 bis 2000 Calorien enthalten sie Eiweiß bis zu 26 bis 40 *g* herab (Negerfarmer in Alabama, Vegetarier in Californien). Es kommen aber auch Kostmaße unter 2000 Calorien vor, welche 80 bis 85 *g* Eiweiß enthalten.

II. Kostmaße mit 2001 bis 2500 Calorien brutto.

Nr.	Charakteristik	Eiweiß	Fett	Kohlehydrate	Calorien	Autor
4	Zigarrenarbeiter, Utrecht . . .	57	47	343	2097[1])	*Moquette*
5	Schneider, Brüssel	86	98	191	2097	*Slosse*
6	Maurer, Italien	70	29	391	2156	*Manfredi*
7	Trappist, Frankreich	68	11	469	2204	*Voit*
8	Tapezierer, Brüssel	78	85	265	2241	*Slosse*
9	Metallarbeiter, Utrecht	77	25	422	2279	*Moquette*
10	Schmied, Utrecht	64	48	379	2343[2])	*Moquette*
11	Schokoladearbeiter, Brüssel . .	82	78	310	2381	*Slosse*
12	Student, Stockholm	103	95	267	2394[3])	*H. u. L.*[6])
13	Student, Stockholm	116	97	254	2419[4])	*H. u. L.*[6])
14	Schuhflicker, Italien	79	46	409	2423	*Manfredi*
15	Typograph, Brüssel	97	85	293	2437	*Slosse*
16	Laufbursche, Utrecht	71	37	432	2471[5])	*Moquette*

Bei 11 von diesen Individuen ist das Körpergewicht angegeben worden; durchschnittlich beträgt es 61 *kg* (Grenzwerte 47, bzw. 79 *kg*). Die Nahrungszufuhr ist im Mittel 2303 Calorien brutto und etwa 2073 Calorien netto, d. h. pro Kilogramm Körpergewicht 34·5 Calorien.

Auch hier ist die Nahrungszufuhr noch gering und gestattet nur eine verhältnismäßig kleine körperliche Arbeit.

Die Eiweißaufnahme ist hier nicht unwesentlich größer als bei den in der I. Gruppe zusammengestellten Kostmaßen; sie schwankt zwischen 57 und 116, oder wenn wir die beiden Studenten, deren ökonomische Stellung eine ganz andere war als die der übrigen hier aufgenommenen Individuen, fortlassen, zwischen 57 und 97 *g*.

Die Zufuhr von Fett und Kohlehydraten zeigt noch erheblichere Variationen. Mit Weglassen des Trappisten, der eigentlich nicht hierher gehört, haben die Versuchspersonen 29 bis 98 *g* Fett und 191 bis 409 *g* Kohlehydrate aufgenommen. In fast der Hälfte aller Fälle ist die Fettmenge größer als 70 *g* gewesen.

[1]) Davon 23 Calorien in Alkohol.
[2]) Davon 80 Calorien in Alkohol.
[3]) Dazu noch 517 Calorien in Alkohol.
[4]) Dazu noch 383 Calorien in Alkohol.
[5]) Davon 56 Calorien in Alkohol.
[6]) *Hultgren* und *Landergren*.

Die nach dem Verbrauch in einzelnen Familien berechneten, zu dieser Gruppe gehörenden Kostmaße weisen die allergrößten Schwankungen der Eiweißzufuhr von einem Minimum von 35·9 bei einem Negerfarmer in Alabama bis zu einem Maximum von 131 *g* bei einem russischen Juden in Chicago nach. In der Hälfte der 41 zu meiner Verfügung stehenden amerikanischen Kostmaße war die Eiweißzufuhr kleiner als 80 *g*.

Die Fettmenge zeigt ebensogroße Variationen: Minimum 27, Maximum 125 *g*; für die Kohlehydrate sind die Grenzwerte 181 und 474 *g*.

Schon bei dieser Gruppe finden wir eine bedeutende Differenz zwischen europäischen und amerikanischen Kostmaßen deutlich ausgeprägt, indem die letzteren bei gleicher Calorienzufuhr viel reicher an Fett als die europäischen sind. Im Durchschnitt von 31 amerikanischen Kostmaßen beträgt die Fettaufnahme 83 *g*, während die in der obigen Tabelle verzeichneten nebst 10 anderen Kostmaßen aus England *(Simon, Paton)* und Deutschland *(Meinert)* als Mittel nur 55 *g* Fett geben. Dieser Unterschied ist davon bedingt, daß das fette Schweinefleisch (Speck) in der amerikanischen Kost eine sehr große Rolle spielt und eine bedeutende Zufuhr von Fett gestattet.

III. Kostmaße mit 2501 bis 3000 Calorien brutto.

Nr.	Charakteristik	Eiweiß	Fett	Kohlehydrate	Calorien	Autor
17	Mechaniker, Brüssel	87	93	303	2509	*Slosse*
18	Typograph, Brüssel	108	74	324	2518	*Slosse*
19	Mechaniker, München	116	68	345	2529	*Forster*
20	Schneider, Brüssel	87	95	303	2537	*Slosse*
21	Werkführer, Utrecht	71	31	488	2583	*Moquette*
22	Typograph, Brüssel	90	91	345	2687	*Slosse*
23	Schuhmacher, Utrecht	74	74	345	2693	*Moquette*
24	Arzt, München	134	102	292	2697	*Forster*
25	Landarbeiter, Finnland	104	52	392	2714	*Sundström*
26	Schreiner, Brüssel	103	122	269	2719	*Slosse*
27	Schuhmacher, Brüssel	83	105	334	2740	*Slosse*
28	Metallarbeiter, Brüssel	100	103	333	2796	*Slosse*
29	Student, Stockholm	121	114	310	2827	*H. & L.*
30	Arzt, München	127	89	362	2828	*Forster*
31	Arbeiter, Brüssel	110	100	339	2832	*Slosse*
32	Metallarbeiter, Brüssel	111	73	413	2849	*Slosse*
33	Tischler, Italien	94	56	475	2855	*Manfredi*
34	Arbeiter, Utrecht	74	58	423	2872	*Moquette*
35	Arzt, Kopenhagen	135	140	250	2881	*Jürgensen*
36	Metallarbeiter, Brüssel	103	116	327	2899	*Slosse*
37	Metallarbeiter, Brüssel	101	111	345	2918	*Slosse*

Das mittlere Körpergewicht bei 17 der hier verzeichneten Individuen betrug 65 *kg*. Bei einer mittleren Zufuhr von 2737 Calorien brutto und 2463 Calorien netto macht dies etwa 38 Calorien (netto) pro Kilogramm Körpergewicht. Es werden also, wenn der Stoffwechsel des nichtarbeitenden Menschen gleich 34 Calorien pro Kilogramm Körpergewicht ist, hier zur Arbeit etwa 260 Calorien zur Verfügung gestellt und die Gesamtmenge der geleisteten Arbeit könnte daher hier auf rund 22.000 *kg-m* geschätzt werden.

Die Aufnahme von Eiweiß schwankt hier zwischen 71 und 135 *g* oder, wenn die Studenten und Ärzte ausgeschlossen werden, zwischen 71 und 116 *g*. Nur in 18% der 22 Fälle war die Eiweißaufnahme kleiner als 80 *g*.

Bei den Familienenqueten finden wir sehr zahlreiche Kostmaße, welche zu dieser Gruppe gehören. Unter den 40 Kostmaßen, welche ich größtenteils aus der amerikanischen Enquete zusammengestellt habe, kommt eine Eiweißzufuhr von weniger als 50 *g* bei zwei Negerfarmerfamilien in Alabama vor. Zwischen 50 und 60 *g* Eiweiß sind in den Kostmaßen von fünf Bergbewohnern in Tennessee (worüber näher später) und einer Negerarbeiterfamilie in Alabama enthalten. Insgesamt 15 unter den 40 Kostmaßen bringen weniger als 80 *g* Eiweiß täglich.

Die Fettzufuhr variiert in den betreffenden Kostmaßen zwischen 35 und 138 *g*, die Zufuhr von Kohlehydraten zwischen 255 und 504 *g* pro Tag.

Eine besondere Berücksichtigung beansprucht die Untersuchung *v. Rechenbergs* über die Ernährung der Handweber in der Amtshauptmannschaft Zittau, weil hier die Ernährungsverhältnisse einer sehr homogenen Bevölkerungsgruppe eingehend berücksichtigt worden sind.

Der Verbrauch an Nahrungsmitteln wurde in schon erwähnter Weise für jede Familie erhoben. Bei der Berechnung der Resultate kam in Betracht, daß Speisereste überhaupt nicht zurückblieben: „bei uns wird alles aufgegessen, wir sind zu arm“ (die jährliche Gesamteinnahme bei 28 Familien betrug im Jahre 1885 durchschnittlich 524 Rmk., Minimum 286, Maximum 1307 Rmk.; für die Kost wurden im Mittel 351 Rmk. verwendet). Ferner war in den meisten Familien die Arbeitsleistung der Frau etwa von derselben Größe wie die des Mannes, denn beide Eheleute beschäftigten sich mit dem Weben, und die Arbeit, welche die Frau dem Hausstande widmete, war nicht quantitativ geringer zu achten als die Ausübung des Webens.

Um indessen auch die kleinere Körpergröße der Frau zu berücksichtigen, berechnet *v. Rechenberg* die Verteilung der Nahrungszufuhr auf Frau und Mann nach der Körperoberfläche, da die Größe des Stoffwechsels bei ruhendem Körper dieser proportional ist. Der Stoffwechsel der Kinder wird nach den von *Rubner* angegebenen Zahlen für den Stoffwechsel in verschiedenem Alter als Bruchteil der Nahrungszufuhr bei den Erwachsenen berechnet.

Brutto enthält diese Kost, für einen erwachsenen Mann berechnet, 65 *g* Eiweiß, 49 *g* Fett, 485 *g* Kohlehydrate und im ganzen 2703 Calorien, oder nach *v. Rechenbergs* Berechnung netto 2461 Calorien, einem Verlust durch den Kot um etwa 9% entsprechend. Das mittlere Körpergewicht des Mannes betrug 59 *kg*, also war die Nettozufuhr pro Kilogramm Körpergewicht etwa 42 Calorien.

Wenn der Verbrauch eines nichtarbeitenden Menschen wie früher auf 34 Calorien pro Kilogramm und also für ein Körpergewicht von 59 *kg* auf 2006 Calorien (netto) geschätzt wird, würde die Arbeitsleistung bei diesen Leinenwebern, unter Voraussetzung eines Wirkungsgrades von 20%, 39.000 *kg-m* betragen haben.

Die Erfahrungen an den Handwebern in Zittau sind, wie mir scheint, von großem Interesse, insofern sie wichtige Aufklärungen zur Erörterung

des Nahrungsbedarfes bei körperlicher Arbeit liefern. Wir haben hier eine Gruppe von Menschen, welche, wie schon aus ihrem kleinen Körpergewicht hervorgeht und durch die anderen Ermittlungen über ihren Nahrungszustand noch weiter bestätigt wird, nicht gut ernährt sind. Ihre ökonomische Lage ist sehr schlecht und sie müssen sich bei ihren Ausgaben in jeder Hinsicht möglichst beschränken. Ihre Arbeit ist zwar ermüdend und, wenn man es will, anstrengend, sie repräsentiert aber keineswegs einen großen Aufwand von Energie und muß in diesem Sinne ohne Zweifel als ziemlich niedrig erachtet werden. Nichtsdestoweniger beträgt der Umsatz hier etwa 42 Calorien pro Kilogramm Körpergewicht. Daraus läßt sich ohne weiteres folgern, daß in Gewerben, wo größere Ansprüche auf die Leistung des Arbeiters gestellt werden, der Stoffwechsel nicht unwesentlich größer sein muß.

Wir finden also hier eine aus dem praktischen Leben direkt gewonnene Bestätigung der oben aus den Laboratoriumsversuchen gezogenen allgemeinen Sätze.

Eine Nahrungszufuhr von 2501 bis 3000 Calorien dürfte also nur als Kostmaß für eine leichte Arbeit gelten können.

IV. Kostmaße mit 3001 bis 3500 Calorien brutto.

Nr.	Charakteristik	Eiweiß	Fett	Kohlehydrate	Calorien	Autor
38	Bauer, Finnland	98	42	494	3008	*Sundström*
39	Metallpolierer, Brüssel	114	79	430	3027	*Slosse*
40	Arzt, Stockholm	137	114	345	3029[1])	*H.* u. *L.*
41	Student, Stockholm	135	126	329	3070	*H.* u. *L.*
42	Metallarbeiter, Brüssel	122	180	430	3075	*Slosse*
43	Mechaniker, München	151	54	479	3085	*Voit*
44	Arbeiter, Brüssel	90	93	438	3089	*Slosse*
45	Metallarbeiter, Brüssel	103	86	448	3117	*Slosse*
46	Feiler, Schweden	105	88	448	3122[2])	*H.* u. *L.*
47	Dienstmann, München	133	95	422	3159	*Forster*
48	Bauer, Finnland	113	73	450	3185	*Sundström*
49	Mechaniker, Brüssel	105	150	315	3186	*Slosse*
50	Schreiner, München	131	68	494	3194	*Forster*
51	Soldat, Rostock	113	54	552	3228	*Studemund*
52	Schreiner, Brüssel	104	126	392	3270	*Slosse*
53	Feldarbeiter, Ferrara	82	62	576	3272	*Albertoni*
54	Mechaniker, Brüssel	114	125	386	3272	*Slosse*
55	Drechsler, Brüssel	108	132	386	3320	*Slosse*
56	Schreiner, Brüssel	151	112	397	3364	*Slosse*
57	Student, Schweden	163	141	340	3374	*H.* u. *L.*
58	Drechsler, Brüssel	106	103	469	3378	*Slosse*
59	Metallarbeiter, Brüssel	110	128	421	3438	*Slosse*
60	Hufschmied, Schweden	157	73	519	3445[3])	*H.* u. *L.*
61	Feiler, Schweden	117	96	505	3458[4])	*H.* u. *L.*
62	Hufschmied, Schweden	148	81	476	3477[5])	*H.* u. *L.*

[1]) Außerdem noch 176 Calorien aus Alkohol.
[2]) 3081 Calorien ohne Alkohol.
[3]) 3648 Calorien mit Alkohol.
[4]) 3444 Calorien ohne Alkohol.
[5]) 3313 Calorien ohne Alkohol.

Bei 17 unter diesen 23 Individuen (Nr. 60 und 62 ist derselbe Mann, desgleichen Nr. 46 und 61) betrug das Körpergewicht durchschnittlich 70 *kg*. Die mittlere Nahrungszufuhr ist brutto 3225 Calorien und (mit 10% Abzug) netto 2903 Calorien, d. h. pro Kilogramm Körpergewicht 41·5 *kg* Calorien.

Mit diesem Kostmaß stimmt das von *Voit* für einen mittleren Arbeiter vorgeschlagene, 118 *g* Eiweiß, 56 *g* Fett und 500 *g* Kohlehydrate = 3055 Calorien brutto und 2750 Calorien netto für einen Mann von 67 *kg* Körpergewicht, insbesondere wenn es für ein Körpergewicht von 70 *kg* berechnet wird (2872 Calorien netto), sehr nahe überein.

Als Nahrung für einen mittleren Arbeiter im Sinne *Voits*, d. h. für einen kräftigen Mann, der vermöge seiner Muskelmasse eine mittlere Arbeit (die eines Maurers, Zimmermanns oder Schreiners) zu leisten vermag und auch während 9 bis 10 Stunden täglich leistet, dürfte dieses Kostmaß also tatsächlich genügen, wie sich ja auch unter den oben aufgenommenen Individuen mehrere Schreiner vorfinden.

Wenn ein nicht arbeitender Mann von 70 *kg* Körpergewicht einen Stoffwechsel von 2400 Calorien hat, so bleiben bei dem hier besprochenen Kostmaß für die Arbeitsleistung nur noch 503 Calorien übrig; nach der oben begründeten Verhältniszahl zwischen Arbeit und Verbrennung würde dies einer äußeren Arbeit von etwa 43000 *kg-m* entsprechen.

Diese Arbeitsmenge dürfte indessen für sehr zahlreiche Arbeiter lange nicht genügen, und es scheint sehr wahrscheinlich zu sein, daß bei vielen, vielleicht den meisten Gewerben, die Arbeitsmenge in der Tat nicht unerheblich größer ist.

Als Beweis dafür dürfte auch folgende Erfahrung von Bedeutung sein. In den Gefängnissen Schwedens wurde im Jahre 1891 für die arbeitenden Gefangenen eine Kost eingeführt, die möglichst nahe mit dem *Voit*schen Normalkostsatz übereinstimmte. Außerdem waren aber die Insassen noch berechtigt, von ihrem Arbeitsverdienst wöchentlieh einen gewissen Teil zur Verbesserung der Kost anzuwenden. Bei diesem Regime war der Ernährungszustand in den Gefängnissen vollkommen befriedigend. Dann wurde die Extraverpflegung aus verschiedenen, gefängnistechnischen Rücksichten zum größten Teil verboten, und die Gefangenen sollten sich nun fast ausschließlich mit der im Speiseetat vorgeschriebenen Kost begnügen lassen. Es zeigte sich indessen, daß diese Kost nicht genügte, und nach kurzer Zeit mußte sie wieder verbessert werden.

Die eigentlichen „Mittelarbeiter“, wenn wir mit diesem Namen die große Mehrzahl der Arbeiter bezeichnen wollen, brauchen daher in ihrer Kost durchschnittlich mehr als 3500 Calorien (brutto).

Die Aufnahme von Eiweiß schwankt in den hier aufgenommenen Kostmaßen zwischen 82 und 163 *g* und ist nur in 3 Fällen von 25 kleiner als 100 *g*. Andrerseits beträgt sie nur viermal mehr als 150 *g*. Bei den hier zusammengestellten Kostmaßen liegt die Eiweißzufuhr also im allgemeinen zwischen 100 und 150 *g*.

Die Fettmenge ist nur in drei Fällen kleiner als die von *Voit* als Minimum in der Kost eines mittleren Arbeiters angenommene Menge von 56 *g*; in noch 5 Fällen variiert sie zwischen 56 und 80 *g*: bei der Mehrzahl der Kostmaße übertrifft sie die Zahl von *Voit* ganz erheblich.

Nur in 4 Fällen ist die Aufnahme von Kohlehydraten größer als 500 *g*; das Maximum beträgt 576 *g*.

Bei den aus Familienuntersuchungen hervorgegangenen Kostmaßen mit einer Energiezufuhr zwischen 3001 und 3500 Calorien verhält sich die Aufnahme von Eiweiß folgendermaßen:

Unter 63 Kostmaßen ist die Eiweißaufnahme in 12 kleiner als 80 *g*; sie schwankt in 15 zwischen 81 und 100 *g*, in 22 zwischen 101 und 120 *g*, in 11 zwischen 121 bis 140 *g* und ist in 3 Fällen größer als 140 *g*. Der niedrigsten Eiweißaufnahme ($<$ 80) begegnen wir bei 9 Familien von Bergbewohnern in Tennessee sowie bei 2 Negerfarmern und einem Vegetarier in Kalifornien.

Die durchschnittliche Fettaufnahme bei den in obiger Tabelle aufgenommenen Versuchspersonen, mit Ausnahme von Nummer 40, 41 und 57, welche der besser situierten Klasse der Gesellschaft angehörten, beträgt 95 *g*. Als Durchschnitt für die von mir zusammengestellten 54 amerikanischen Kostmaße geht dagegen 120 *g* hervor.

V. Kostmaße mit 3501 bis 4000 Calorien brutto.

Nr.	Charakteristik	Eiweiß	Fett	Kohlehydrate	Calorien	Autor
63	Zimmermann, Schweden . .	166	96	471	3507 [1])	*H.* und *L.*
64	Bauer, Finnland	147	63	505	3530	*Sundström*
65	Metallarbeiter, Brüssel . . .	137	113	465	3596	*Slosse*
66	Laboratoriumsdiener, Utrecht	103	71	589	3610	*Moquette*
67	Bauer, Finnland	116	120	449	3649	*Sundström*
68	Fabrikarbeiter, Rußland .	132	80	584	3677	*Erisman*
69	Student, Harvard	135	152	416	3677	*Atwater*
70	Student, Yale University . .	145	170	375	3705	*Atwater*
71	Schreiner, Brüssel	88	128	525	3770	*Slosse*
72	Bauer, Finnland	109	83	587	3783	*Sundström*
73	Feldarbeiter, Italien	152	65	659	3928	*Albertoni*
74	Feiler, Brüssel	133	137	502	3956	*Slosse*
75	Student, Finnland	157	191	380	3984	*Sundström*
76	Bauer, Finnland	134	83	599	3991	*Sundström*

Das mittlere Körpergewicht bei 12 von diesen Individuen ist 67 *kg*. Bei einer mittleren Zufuhr von 3740 Calorien brutto und etwa 3366 Calorien netto beträgt dies pro Kilogramm Körpergewicht etwa 50 Calorien. Da der Stoffwechsel beim körperlich nicht arbeitenden Menschen von 67 *kg* Körpergewicht etwa 2278 Calorien netto entspricht, bleiben hier 1088 Calorien zur Arbeitsleistung übrig, was bei einem Wirkungsgrade von 20% 93.000 *kg-m* entspricht.

In bezug auf die Studenten aus den Universitäten Harvard und Yale (Nr. 69, 70) ist zu bemerken, daß sie, wie auch die in den folgenden

[1]) Mit Alkohol 3777 Calorien.

Tabellen aufgenommenen (Nr. 79, 80, 82, 88, 94), sich für ein Wettrudern übten und daher eine intensive körperliche Arbeit leisteten. Nummer 69, 70, 79, 80, 82 stellen das Mittel für je 8, und Nr. 94 das Mittel für 7 Individuen dar. Während der Beobachtungsdauer nahm das durchschnittliche Gewicht bei fast allen diesen Gruppen ab; nur bei der Nr. 80 findet sich eine durchschnittliche Gewichtszunahme von etwa 330 *g* angegeben.

Die reichliche Aufnahme von Nahrung steht also hier in vollkommener Übereinstimmung mit der von den Individuen geleisteten Arbeit. Ganz anders ist das Verhalten mit den sub Nr. 75 aufgenommenen finnländischen Studenten. Diese genossen ihre Kost in einem Klub, übten keinen Sport und machten im allgemeinen keine größeren Anstrengungen. Von vornherein kann man daher sagen, daß die Kost für den Bedarf überreichlich war, und dies wurde dadurch vollends bewiesen, daß das Körpergewicht der betreffenden Individuen im Laufe des akademischen Arbeitsjahres wesentlich zunahm.

Bei den in der Tabelle V aufgenommenen Kostmaßen ist die Eiweißzufuhr mit nur einer einzigen Ausnahme größer als 100 *g*, und in 10 von den 14 Fällen übersteigt sie 130 *g*.

In den aus Beobachtungen an ganzen Familien berechneten Kostmaßen finden wir unter insgesamt 47 Fällen 10 Fälle, wo die Zufuhr von Eiweiß kleiner als 100 *g* gewesen ist; in je 19 Fällen beträgt sie 101—130 *g*, bzw. mehr als 130 *g*. Also ist auch in diesen Kostmaßen die Neigung zu einer reichlicheren Eiweißaufnahme deutlich ausgeprägt.

Die Fettaufnahme beträgt in den in der Tabelle V aufgenommenen Kostmaßen 65 bis 191 *g*; in 7 Fällen ist sie kleiner und in 7 Fällen größer als 100 *g*. Mit Ausschluß der finnländischen Studenten, deren Fettaufnahme für ihren Bedarf absolut zu groß war, ist das Mittel für die europäischen Kostmaße 94 *g*. Die amerikanische Enquete gibt für 42 Familien als Grenzwerte 71 und 200 *g* und im Durchschnitt 134 *g* Fett, also etwa 40% mehr.

Die Kohlehydratmenge schwankt bei den in Tabelle V aufgenommenen Kostmaßen zwischen 375 und 659 *g*. Die Familienenquete ergibt als Grenzwerte 304 und 701 *g*.

VI. Kostmaße mit 4001 bis 4500 Calorien brutto (siehe die Tabelle S. 285).

Die mittlere Zufuhr an Calorien ist hier 4214 brutto und 3793 netto, was bei einem mittleren Körpergewicht von 69 *kg* einem Nettoumsatz von 55 Calorien entspricht. Für die Arbeitsleistung stehen hier wenigstens 1450 Calorien = etwa 125.000 *kg-m* zur Verfügung.

Die Eiweißaufnahme ist überall größer als 100 *g* und bei 12 der 15 Fälle größer als 130 *g*.

Nur in 4 Fällen ist die Fettmenge in der Kost kleiner als 90 *g*; das Gesamtmittel beträgt 119 *g*. Die Kohlehydratmenge variiert zwischen 434 und 669 *g*.

Unter 47 zu dieser Gruppe gehörigen Familienkostmaßen ist die Eiweißmenge in 15 kleiner als 100 *g*, in 7 Fällen beträgt sie 101 bis 130 *g* und ist in 24 Fällen noch größer.

Nr.	Charakteristik	Eiweiß	Fett	Kohlehydrate	Calorien	Autor
77	Metallarbeiter, Brüssel	109	124	572	4022	*Slosse*
78	Bauer, Finnland	151	73	599	4049	*Sundström*
79	Student, Yale University . . .	171	171	434	4070	*Atwater*
80	Student, Harvard	160	170	448	4074	*Atwater*
81	Steinsetzer, Schweden	190	98	596	4128[1])	*H. u. L.*
82	Student, Harvard	162	175	449	4130	*Atwater*
83	Bauer, Finnland	132	74	645	4150	*Sundström*
84	Maurer, Schweden	172	114	585	4168	*H. u. L.*
85	Bergleute, Nassau	133	113	634	4196	*Steinheil*
86	Athlet, Finnland	182	205	392	4254	*Lavonius*
87	Bauer, Finnland	183	81	585	4284	*Sundström*
88	Student, Harvard	155	181	487	4315	*Atwater*
89	Färber, Brüssel	108	125	669	4428	*Slosse*
90	Bauer, Finnland	166	95	636	4467	*Sundström*
91	Bauer, Finnland	191	71	640	4468	*Sundström*

In 44 amerikanischen Familien wird durchschnittlich 161 *g* Fett genossen.

Bei sämtlichen Familien sind die Grenzen der Kohlehydratmenge in der Kost 316 bzw. 707 *g*.

VII. Kostmaße mit 4501 bis 5000 Calorien brutto.

Nr.	Charakteristik	Eiweiß	Fett	Kohlehydrate	Calorien	Autor
92	Bauer, Finnland	140	91	699	4537	*Sundström*
93	Ziegelarbeiter, Italien	167	117	675	4540	*Ranke*
94	Student, Harvard	153	223	468	4620	*Atwater*
95	Bauer, Finnland	112	181	552	4699	*Sundström*
96	Drechsler, Brüssel	150	133	704	4837	*Slosse*
97	Bauer, Finnland	155	76	780	4854	*Sundström*
98	Feldarbeiter, Finnland	226	119	685	4900	*Sundström*

Im Durchschnitt ist das Körpergewicht der hierher gehörigen Individuen 71 *kg*. Die mittlere Calorienzufuhr beträgt 4712 brutto und etwa 4241 netto, d. h. 60 Calorien pro Kilogramm Körpergewicht.

Nach Abzug von 2414 Calorien, dem Bedarf des nicht arbeitenden Menschen entsprechend, bleiben hier für die Arbeitsleistung noch 1827 Calorien = etwa 156.000 *kg-m*.

Die Eiweißaufnahme ist in einem Falle 112 *g*; in den anderen Fällen variiert sie zwischen 140 und 226 *g*.

Die Fettzufuhr ist in 2 Fällen kleiner als 100 *g* und macht durchschnittlich 141 *g* aus.

Die Grenzen der Kohlehydrataufnahme sind 468 bzw. 780 *g*.

---

[1]) Mit Alkohol 4545 Calorien.

Die Untersuchung über Familienkostmaße von dieser Größenordnung ergibt, daß unter 21 Fällen die Eiweißaufnahme in 6 kleiner ist als 100 *g*; in 5 Fällen beträgt sie 101—130 *g* und in 10 Fällen mehr als 130 *g*.

Bei 18 amerikanischen Familien enthält die Kost im Mittel 191 *g* Fett.

Bei sämtlichen Familien ist das Minimum der Kohlehydratzufuhr 485 und das Maximum 808 *g*.

VIII. Kostmaße mit mehr als 5000 Calorien brutto.

Nr.	Charakteristik	Eiweiß	Fett	Kohlehydrate	Calorien	Autor
99	Holzknecht, Maine	147	163	672	5012	*Woods*
100	Athlet, Finnland	218	260	431	5070	*Lavonius*
101	Bauer, Finnland	147	95	850	5332	*Sundström*
102	Holzsäger, Schweden	246	131	818	5578[1]	*H.* u. *L.*
103	Feldarbeiter, Siebenbürgen	182	93	968	5580	*Ohlmüller*
104	Holzknecht, Maine	156	189	768	5745	*Woods*
105	Holzknecht, Bayern	135	208	876	6080	*Liebig*
106	Holzknecht, Bayern	112	309	691	6166	*Liebig*
107	Holzknecht, Maine	175	226	757	6178	*Woods*
108	Holzknecht, Maine	175	181	958	6560	*Woods*
109	Holzknecht, Maine	206	244	708	7290	*Woods*
110	Holzknecht, Maine	212	248	927	7401	*Woods*

Diese Kostmaße sind die größten mir bekannten, welche durch direkte individuelle Untersuchungen ermittelt worden sind.

Das Körpergewicht der sub 99, 100, 101, 102, 104, 107 bis 110 aufgenommenen Individuen beträgt bzw. 75, 84, 67, 70, 64, 70, 80, 71 und 76 *kg*. Pro Kilogramm Körpergewicht entfallen also in diesen Beobachtungen (brutto) bzw. 67, 60, 80, 80, 90, 88, 82, 101 und 97 Calorien.

Bei Nr. 99, 100, 104, 107 bis 110 wurde auch der Kot untersucht und also die Nettozufuhr direkt bestimmt. Diese betrug bzw. 4665, 4721, 5330, 5710, 6075, 6760, 6780. Der Überschuß über den Ruhestoffwechsel (2400 Calorien) ist also hier 2265, 2321, 2930, 3310, 3675, 4360, 4380 Calorien. Bei einem Wirkungsgrade von 20% würde dies einer Arbeit von bzw. 192.000, 197.000, 249.000, 281.000, 312.000, 370.000 und 372.000 *kg-m* entsprechen.

Man konnte zweifelhaft sein, ob ein Mensch wirklich eine so bedeutende Arbeit als die hier berechnete leisten könnte. Es zeigten indessen die schon oben erwähnten Versuche von *Atwater* und *Benedict*, daß dies tatsächlich der Fall ist, denn die von ihren Versuchspersonen geleistete Arbeit war in gewissen Versuchen sogar größer als die hier berechnete.

Gegen meine Berechnungsweise könnte man aber noch einwenden wollen, daß die Nettoaufnahme doch nicht dasselbe ist wie der wirkliche Umsatz, indem ein gewisser Teil der Aufnahme hat angesetzt werden

[1]) Mit Alkohol 5936 Calorien.

können. In diesem Falle würde dann die aus dem berechneten Umsatz evalvierte Arbeitsgröße wesentlich größer als die wirkliche sein.

Dieser Einwendung gegenüber läßt sich indessen bemerken, daß die Individuen, welche eine quantitativ so bedeutende Kost genießen, allmählich sehr fettleibig werden müßten, wenn irgend ein erheblicher Teil der Zufuhr tatsächlich angesetzt werden würde. Dies ist aber nicht der Fall, denn diese „Großesser" haben, wie aus den soeben mitgeteilten Zahlen hervorgeht, kein großes Körpergewicht. Daß dieses nicht gar niedrig ist, liegt in der Natur der Sache: die riesigen Arbeitsleistungen, deren sie mächtig sind und welche sie tatsächlich ausführen, setzen natürlich eine sehr stark entwickelte Muskulatur voraus und ihr Körper muß daher auch sehr kräftig sein.

Die Eiweißmenge in diesen Kostmaßen ist sehr groß und erreicht bei Nr. 102 den hohen Wert von 246 *g*.

Desgleichen ist die Fettmenge beträchtlich; in zwei Fällen ist sie kleiner als 100 *g*; im Maximum steigt sie auf 309 *g* an.

Die größte Menge der genossenen Kohlehydrate ist 968 *g*, die kleinste 431 *g*.

Unter den Familienuntersuchungen finden wir nicht wenige, welche der berechneten Energiemenge nach zu dieser Gruppe gehören. Die Eiweißzufuhr beträgt unter 25 von mir zusammengestellten Kostmaßen in drei Fällen weniger als 100 *g* (Negerarbeiter in Alabama, Bergbewohner in Georgia), in acht Fällen 101 bis 130 und in drei Fällen 131 bis 150 *g*. In elf Fällen ist die berechnete Eiweißaufnahme aber größer als 150 *g* (Maximum 322 *g* (?), Sodawasserfabrikant in Chicago).

Die Fettzufuhr schwankt in diesen Kostmaßen zwischen 65 *g* (Arbeiter in Philadelphia) und 416 *g* (Fußballspieler in Kalifornien); das Maximum der Kohlehydratmenge beträgt 1043 *g* (Bergbewohner in Georgia).

Eine besondere Berücksichtigung gebührt den Angaben über die Nahrungsaufnahme der Holzknechte. Wie aus obiger Tabelle ersichtlich, stimmen die Ermittlungen über ihre Nahrungsaufnahme, welche in Bayern und Maine gewonnen sind (Nr. 105, 106, bzw. 99, 104, 107 bis 110), untereinander ganz nahe überein — bei gleicher, außerordentlich anstrengender Arbeit ist die Nahrungsmenge und sogar die Verteilung der Energie auf die einzelnen Nahrungsstoffe an den beiden voneinander so weit entfernten Orten überraschend gleich.

Die in der Tabelle VIII verzeichneten Angaben aus Maine beziehen sich auf Versuche, wo, wie schon erwähnt, auch der Kot untersucht wurde. Außer diesen Versuchen haben *Woods* und *Mansfield* ausführliche Untersuchungen über die von größeren Gruppen von Holzknechten bei gemeinsamer Beköstigung genossene Kost ausgeführt und sind dabei zu den unten zusammengestellten Resultaten gekommen (s. die Tabelle S. 288).

Mit diesen Resultaten zeigen auch die von mir zusammengestellten Beobachtungen *Englunds* über die Ernährung der Holzknechte im nördlichen Schweden eine gute Übereinstimmung. Es wurde ermittelt, wieviel

Nr.	Zahl in der Gruppe	Eiweiß	Fett	Kohlehydrate	Calorien
1	45	247	386	944	8198
2	31	179	336	769	6783
3	36	152	261	526	5033
4	49	164	388	982	8083
5	31	168	315	839	6883

der verschiedenen Nahrungsmittel während der Beobachtungsdauer, die sich nur in je einem Falle auf 6, 7 und 8 Tage, in der Regel aber auf viel längere Zeit erstreckte und im Durchschnitt für 96 Individuen 66 Tage betrug, genossen wurde. Dabei hatte jeder Arbeiter seine eigene Haushaltung; die Zahlen sind also streng individuell.

Je nach der absoluten Kraftzufuhr habe ich diese Kostmaße in folgende Gruppen geteilt: 4000—5000, 5001—6000, 6001—7000, 7001—8000, > 8000 Calorien.

Die mittleren und die extremen Werte für diese Gruppen sind in folgender Tabelle eingetragen:

Gruppe	Zahl	Eiweiß	Fett	Kohlehydrate	Calorien (brutto)
4001—5000	14	102	210	544	4606
Maximum		121	260	673	
Minimum		86	156	416	
5001—6000	28	127	251	652	5500
Maximum		195	325	809	
Minimum		97	164	529	
6001—7000	30	145	296	771	6502
Maximum		191	385	1044	
Minimum		116	199	560	
7001—8000	21	167	349	870	7487
Maximum		191	485	1051	
Minimum		141	253	503	
> 8000	3	182	390	1008	8506
Maximum		190	415	1145	
Minimum		174	373	936	

Da das mittlere Körpergewicht bei diesen Individuen bzw. 65, 67, 66, 71 und 69 *kg* betrug, ist die Nettoaufnahme pro Kilogramm Körpergewicht (d. h. $^{9}/_{10}$ der Bruttoeinnahme) gleich 64, 74, 89, 95 und 111 Calerien, also Zahlen von ganz derselben Ordnung wie die bei der Besprechung der Tabelle VIII gefundenen.

III. Rückblick.

Zum Schluß stellt sich die Frage, inwiefern die durch unsere Untersuchungen über die frei gewählte Kost gewonnenen Resultate die aus den Laboratoriumsversuchen gezogenen Folgerungen bestätigen oder nicht.

Der Bedarf an Energie.

Solange keine näheren Angaben über die Größe (in *kg-m*) der bei verschiedener gewerblicher Tätigkeit stattfindenden Muskelarbeit vorliegen, ist es natürlich nicht möglich, aus den Ermittlungen über die absolute Zufuhr (in Calorien) bei frei gewählter Kost bestimmte Aufschlüsse darüber zu erhalten, in welchem Maß die Berechnungen über den Wirkungsgrad bei der Muskelarbeit usw. zutreffend sind oder nicht.

Daß hier jedenfalls eine gewisse Unsicherheit vorkommt und vorkommen muß, läßt sich ja nicht leugnen. Da wir z. B. gefunden haben, daß der Stoffwechsel beim nichtarbeitenden, erwachsenen Menschen von 70 *kg* Körpergewicht zwischen 2100 und 2800 Calorien schwanken kann, wird ja der bei einem gewissen Kostmaß für die Arbeitsleistung übrig bleibende Rest verschieden groß, je nachdem der Ruhestoffwechsel höher oder niedriger geschätzt wird. Da die Grenzen des letzteren etwa um 700 Calorien voneinander getrennt sind, kann die aus der Zufuhr berechnete Arbeitsgröße besonders bei den geringeren Kostmaßen in einem sehr erheblichen Grade beeinflußt werden, denn der Fehler kann sich dann bei dem hier angenommenen Wirkungsgrad von 20% auf nicht weniger als 59.500 *kg-m* belaufen.

Es ist indessen kaum gestattet, bei der Anwendung von Mittelzahlen das Maximum des Ruhestoffwechsels der Berechnung zugrunde zu legen, und der aus ziemlich zahlreichen Beobachtungen hergeleitete Mittelwert — 2400 Calorien pro 70 *kg* Körpergewicht — muß in dieser Beziehung als viel zweckmäßiger angesehen werden.

Vielleicht wäre es am allerrichtigsten, den Minimalwert hier zu benutzen, da ja die vielen kleinen Bewegungen, welche ein nichtarbeitender Mensch ausführt, beim Arbeiter größtenteils wegfallen und statt deren die zur nützlichen Arbeit verwendeten in Betracht kommen dürfen.

Auch ist es möglich, daß ich bei meiner Berechnung den Verlust durch den Kot zu hoch geschätzt habe, da ja dieser, wie eine Menge Versuche dartun, in vielen Kostmaßen geringer als 10% ist. Angesichts des Umstandes, daß bei der Arbeiterkost die Nahrung wohl in der Regel zum großen Teil aus gröberen, vegetabilischen Nahrungsmitteln besteht, wird sich die Ausnutzung jedenfalls nicht besonders günstig gestalten können.

Um die Bedeutung dieser Umstände in bezug auf die berechnete Arbeitsmenge hervortreten zu lassen, habe ich die aus den Tabellen I bis VII hervorgehenden Mittelwerte sowie außerdem noch Nr. 97 und 107 in der Tabelle VIII unter der Annahme berechnet, daß der Verlust im Kot nur 7% beträgt, sowie daß der Ruhewert pro Kilogramm Körpergewicht und 24 Stunden statt 34 Calorien nur 30 beträgt (vgl. Seite 263), und die so gewonnenen Resultate in der folgenden Tabelle (letztem Stab I) neben der nach den früheren Annahmen berechneten (letztem Stab II) zusammengestellt:

Nr.	Energiezufuhr netto (Verlust 7%) Calorien	Mittleres Körpergewicht kg	Ruhestoffwechsel 30 Calorien pro *kg* Calorien	Bleibt für die Arbeit Calorien	Arbeit, *kg-m* (Wirkungsgrad 20%) I	II
I	1843	56	1680	163	14.000	— [1]
II	2142	61	1830	312	26.000	— [1]
III	2544	65	1950	594	51.000	22.000
IV	3000	70	2100	900	77.000	43.000
V	3479	67	2010	1469	125.000	93.000
VI	3916	69	2070	1846	157.000	125.000
VII	4382	71	2130	2252	191.000	156.000
97	4665	75	2250	2415	205.000	180.000
107	6780	76	2280	4500	383.000	353.000

Wie ersichtlich, ist die Differenz der nach den verschiedenen Berechnungsweisen erhaltenen Resultate sehr erheblich; sie schwankt für III bis VII zwischen 29.000 und 35.000 *kg-m* und beträgt in Prozent des höheren Wertes bzw. 57, 44, 26, 20, 18. In Nr. 97 und 107 wurde der Verlust durch den Kot direkt bestimmt, daher können hier nur die Ruhewerte verschieden groß geschätzt werden; die Differenz ist hier 25.000 bzw. 30.000 *kg-m* = 12 bzw. 8% des höheren Wertes.

Aus dieser Zusammenstellung folgt, daß wir die bei verschieden großer Nahrungsaufnahme geleistete mechanische Arbeit nur ganz approximativ schätzen können. Jedenfalls dürfte indessen die wirkliche Arbeitsmenge. für die Mittelzahlen wenigstens, zwischen den hier berechneten Extremen fallen, denn es ist doch kaum wahrscheinlich, daß der Ruhewert im Durchschnitt fast der kleinsten bei direkten Versuchen gewonnenen Zahl entsprechen würde. Ferner können wir auch behaupten, daß die Arbeitsleistung bei der I. und II. Gruppe nur ganz gering sein kann. Sogar wenn wir die unmögliche Annahme machen, daß der Ruhestoffwechsel bei den hierher gehörigen Individuen nur 24 Calorien pro Kilogramm und 24 Stunden beträgt, würden hier auf die Arbeit nur 500 bzw. 678 Calorien entfallen, was höchstens eine Arbeit von 43.000 bzw. 58.000 *kg-m* gestatten würde.

Näher auf diese Frage einzugehen, gestattet uns das vorliegende Material nicht. Nur wenn wir durch direkte Versuche an einem und demselben Individuum bei Ruhe und bei gewerblicher Arbeit den dabei erscheinenden Unterschied des Gesamtstoffwechsels bestimmt haben, wird es uns möglich sein, einigermaßen befriedigende Aufschlüsse über die in verschiedenen Gewerben wirklich stattfindende Arbeitsleistung zu erhalten. Bis dahin müssen wir uns mit den sehr ungenauen Approximationen, die aus der Ermittlung der Nahrungsaufnahme erhalten werden können, begnügen lassen.

[1]) Bei der Annahme eines Ruhestoffwechsels von 34 Calorien pro Kilogramm würde für Arbeitsleistung nichts übrig bleiben.



Die Eiweißaufnahme.

Bei der Besprechung der allgemeinen Resultate der Stoffwechselversuche wurde oben (S. 272) bemerkt, daß die Zersetzung von Eiweiß bei der Muskelarbeit nicht zunimmt, vorausgesetzt, daß Fett und Kohlehydrate in genügender Menge vorhanden sind.

Eine nähere Durchsicht der Tabellen I—VIII überzeugt uns indessen davon, daß gleichzeitig damit, daß die Energiezufuhr in den verschiedenen Gruppen zunimmt, auch die Aufnahme von Eiweiß ansteigt, wie dies sehr deutlich aus der folgenden Zusammenstellung hervorgeht, wo die Zahl der Beobachtungen angegeben worden ist, bei welchen die in dem ersten Stab links angegebenen Eiweißmengen genossen wurden.

Eiweiß	Energiezufuhr							
g	< 2000	2001 bis 2500	2501 bis 3000	3001 bis 3500	3501 bis 4000	4001 bis 4500	4501 bis 5000	>5000
51— 60	1	1	—	—	—	—	—	—
61— 70	1	3	—	—	—	—	—	—
71— 80	1	3	4	—	—	—	—	—
81— 90	—	2	4	2	1	—	—	—
91—100	—	1	2	1	—	—	—	—
101—110	—	1	6	7	2	2	—	—
111—120	—	1	2	5	1	—	1	1
121—130	—	—	2	1	—	—	—	—
131—140	—	—	2	4	5	2	1	1
141—150	—	—	—	2	2	—	1	2
151—160	—	—	—	2	2	3	2	1
161—170	—	—	—	1	1	2	1	—
171—180	—	—	—	—	—	2	—	2
181—190	—	—	—	—	—	3	—	1
191—200	—	—	—	—	—	1	—	—
201—210	—	—	—	—	—	—	—	1
211—220	—	—	—	—	—	—	—	2
221—230	—	—	—	—	—	—	1	—
231—240	—	—	—	—	—	—	—	—
241—250	—	—	—	—	—	—	—	1

Bei Kostmaßen mit weniger Calorien als 2000 ist die Eiweißmenge in der Kost nie größer als 80 *g*; Kostmaßen mit 2001 bis 2500 Calorien haben höchstens 120 *g* Eiweiß enthalten; in den Kostmaßen mit 2501 bis 3000 Calorien findet sich keines mit weniger als 71 *g* Eiweiß, das am Eiweiß reichlichste bringt dem Körper über 131 *g* davon; Kostmaße mit 3001 bis 3501 bzw. 3501 bis 4000 Calorien haben wenigstens 81 *g* und können über 161 *g* Eiweiß enthalten; endlich ist die geringste Eiweißmenge in Kostmaßen mit mehr als 4000 Calorien größer als 100 *g* und die Eiweißzufuhr kann hier über 200 *g* steigen.

Da also die Eiweißaufnahme mit der Energiezufuhr ansteigt und wir, wie oben bemerkt, ohne jeden Zweifel behaupten können, daß bei körperlich arbeitenden Individuen die größere Energiezufuhr auch einem größeren

Arbeitsquantum entspricht, wäre es vielleicht doch möglich, daß das Eiweiß die Quelle der Muskelarbeit darstellen würde.

Diese Folgerung ist indessen aus mehreren Gründen nicht berechtigt.

Da die physiologische Verbrennungswärme des Eiweißes 4·1 Calorien ist (vgl. S. 260) und da wir unter anderem auf Grund direkter calorimetrischer Versuche wissen, daß der Wirkungsgrad der Muskeln des menschlichen Körpers nur etwa 20% beträgt, so entspricht einem Gramm im Körper zersetzten Eiweißes eine Arbeitsmenge von 0·82 Calorien = 349 *kg-m*. Bei einer Zersetzung von 50, 100, 150 und 200 *g* Eiweiß würde also die Arbeitsmenge, welche auf Kosten des Eiweißes ausgeführt werden konnte, unter der nicht haltbaren Voraussetzung, daß das genossene Eiweiß ausschließlich zur körperlichen Arbeit verwendet werden würde, bzw. 17.450, 34.900, 52.350 und 69.800 *kg-m* ausmachen.

Indessen beträgt die Nettoaufnahme an Calorien in den Kostmaßen, wo die Eiweißzufuhr bis auf 150 bis 200 *g* ansteigt, nach Abzug für den Ruheumsatz 1000 bis 4000 Calorien und noch mehr. Da in diesen Fällen das Eiweiß bei seiner Verbrennung höchstens 820 Calorien entwickeln konnte, bliebe hier ein großer Überschuß an zugeführter Energie übrig, und die reichliche Aufnahme von Fett und Kohlehydraten wäre vollkommen unbegreiflich, wenn diese Substanzen nicht bei der Arbeit verwendet werden würden.

Ferner dürfen wir nicht vergessen, daß auch bei Kostmaßen mit sehr großer Energiezufuhr (über 4000 Calorien), wo, nach allem zu urteilen, auch die geleistete Arbeit sehr groß gewesen ist, dennoch Fälle mit einer verhältnismäßig geringen Eiweißaufnahme vorkommen, wie z. B. Nr. 89 (Färber in Brüssel, 108 *g* Eiweiß), Nr. 77 (Metallarbeiter daselbst, 109 *g* Eiweiß), Nr. 95 (finnländischer Bauer, 112 *g* Eiweiß), Nr. 106 (Holzknecht in Bayern 112 *g* Eiweiß).

In dieser Hinsicht bietet auch die Familienenquete unter den Bergbewohnern in Tennessee ein sehr großes Interesse. Ihre Kost ist reichlich, enthält sehr viel Fett und Kohlehydrate, zeichnet sich dagegen durch eine verhältnismäßig große Armut an Eiweiß aus. Zu weiterer Aufklärung stelle ich die von *Wait* mitgeteilten Angaben hier kurz zusammen; dabei schließe ich diejenige Kostmaße aus, wo die Zufuhr geringer als 4000 Calorien gewesen ist (s. die Tabelle S. 293).

Unter diesen 24 Kostmaßen finden sich nur 7 mit einer größeren Eiweißzufuhr als 120 *g*; 71 bis 90 *g* enthalten 11, 91 bis 120 *g* 6. Hinsichtlich ihres Eiweißgehaltes verhalten sich also diese Kostmaße etwa wie die in der Tabelle III aufgenommenen Kostmaße mit einer Energiezufuhr von 2501 bis 3000 Calorien.

Im Durchschnitt aller von *Wait* gesammelten Beobachtungen über die Kost der Bergbewohner in Tennessee, darin auch die Kostmaße mit einer kleineren Energiezufuhr als 4000 Calorien, wurden vom Eiweiß 22% in animalischen und 38% in vegetabilischen Nahrungsmitteln genossen. Von

Nr.	Eiweiß	Fett	Kohlehydrate	Calorien
1	83	67	716	4032
2	90	108	707	4149
3	124	127	643	4198
4	87	124	687	4200
5	83	119	703	4203
6	87	147	651	4260
7	86	153	648	4297
8	86	196	556	4312
9	78	199	563	4335
10	93	142	681	4360
11	107	155	654	4423
12	85	162	673	4474
13	84	181	640	4507
14	82	194	615	4515
15	125	127	804	4847
16	99	224	616	4854
17	105	165	753	4900
18	122	227	605	4928
19	114	197	600	4970
20	123	183	716	4981
21	137	155	778	5039
22	116	178	803	5260
23	123	222	845	5847
24	124	332	743	6423

der gesamten Energiezufuhr kamen auf Mehl und Brot 60% sowie auf Speck (Schweinefleisch) 21%.

Man könnte nun allerdings gegen diese Resultate einwenden wollen, daß sie sich auf Familienuntersuchungen beziehen, deren Ergebnisse, wenigstens wegen der dabei notwendigen Reduktion auf das Kostmaß eines erwachsenen Mannes, immer mit einer gewissen Unsicherheit behaftet sind. Indessen dürfte diese Einwendung, besonders im vorliegenden Falle, doch nicht von größerer Bedeutung sein können, da das Verhältnis des Eiweißes zur gesamten Nahrungsaufnahme von der betreffenden Fehlerquelle nur wenig beeinflußt werden kann und es andererseits auch sehr wenig wahrscheinlich ist, daß bei einer so bedeutenden Zahl von Beobachtungen wie den hier aufgenommenen immer wieder zu große Werte für die Calorienzufuhr und zu kleine für die Eiweißaufnahme gefunden werden würden.

Übrigens werden die an den Bergbewohnern in Tennessee gewonnenen Resultate durch die Ermittlungen über die Ernährung der Holzarbeiter im nördlichen Schweden, bei denen alle Beobachtungen streng individuell waren, vollständig bestätigt.

Auch bei diesen ist, wie aus der Tabelle S. 288 und noch deutlicher aus der folgenden Zusammenstellung (S. 294) hervorgeht, die Eiweißzufuhr verhältnismäßig sehr gering, und entspricht bei 4001 bis 5000 Calorien ihrer Größe nach der sonst bei einer Calorienzufuhr von 2501 bis 3000 gefundenen.

Bei den Gruppen mit größerer Nahrungsaufnahme begegnen wir indessen wiederum der Tatsache, daß gleichzeitig mit der größeren Energiemenge in der Kost auch die Größe der Eiweißaufnahme ansteigt.

Eiweiß in Gramm	Energiezufuhr			
	4001—5000	5001—6000	6001—7000	> 7000
81— 90	4	—	—	—
91—100	2	1	—	—
101—110	4	4	—	—
111—120	3	9	1	—
121—130	1	4	7	—
131—140	—	5	6	—
141—150	—	1	6	3
151—160	—	1	3	6
161—170	—	2	4	5
171—180	—	—	—	3
181—190	—	—	2	6
191—200	—	1	1	1

Angesichts dieser Tatsache könnte man möglicherweise versucht sein, anzunehmen, daß der Eiweißbedarf bei größerer Arbeitsleistung größer wäre, ohne daß das Eiweiß bei der Muskelarbeit direkt benutzt werden würde.

Bei unserer noch lange nicht genügenden Kenntnis der Aufgaben des Eiweißes bei den Vorgängen im Körper bietet ja eine solche Annahme nichts Unwahrscheinliches dar, obgleich es nicht leicht wäre, ihr einen theoretisch befriedigenden Ausdruck zu geben. Indessen findet sie in den Erfahrungen über die Kost der schwedischen Holzknechte, wenn diese etwas im Detail untersucht wird, keine Stütze.

In allen vier Gruppen kommen nämlich bzw. 90, 83, 87 und 90% der gesamten Energiezufuhr auf amerikanischen Speck, hartes Brot, Weizenmehl und Zucker. Andere Nahrungsmittel spielen in ihrer Kost nur eine sehr untergeordnete Rolle und für alle Gruppen kann man daher sagen, daß rund 85% von der Nahrungszufuhr auf die vier genannten Nahrungsmittel entfallen. Unter solchen Umständen versteht es sich leicht, daß die Eiweißaufnahme gleichzeitig mit der Energiezufuhr ansteigen muß, ohne daß dies den Ausdruck eines spezifischen Bedarfes an größeren Mengen von Eiweiß dartun würde. Auch zeigen die Zugaben zu den erwähnten Nahrungsmitteln, daß hier kein Streben vorliegt, solche Nahrungsmittel zu wählen, die als spezielle Eiweißträger bezeichnet werden könnten; vielmehr bekommen wir von ihnen den ganz bestimmten Eindruck, daß diese Zugaben wesentlich darum genossen werden, um der an und für sich sehr einförmigen Kost eine gewisse Variation zu geben und um ihr einen pikanteren Geschmack zuzuteilen.

Normalkostmaße.

Durch die hier zusammengestellten Erfahrungen über die Ernährung bei frei gewählter Kost werden, wie mir scheint, die aus den Laboratoriumsversuchen hervorgehenden Schlußfolgerungen in allem Wesentlichen

bestätigt. Sie lehren ihrerseits wiederum, daß jedenfalls die genügende Energiezufuhr bei der Ernährung des Menschen das Wichtigste ist. Wie sich diese auf Eiweiß, Fett und Kohlehydrate verteilt, ist eine Frage von sozusagen sekundärer Bedeutung. Und wenn die Energiezufuhr ausreicht und den an die Beschaffenheit der Kost zu stellenden Anforderungen Genüge getan ist, ist es unzweifelhaft, daß der Körper auch eine zureichende Menge von den einzelnen Nahrungsstoffen — Eiweiß, Fett und Kohlehydraten — bekommt.

Wenn es indessen bei der Aufstellung eines Kostmaßes für eine öffentliche Anstalt oder überhaupt für Personen, welche ihre Kost nicht frei wählen dürfen, als nützlich angesehen wird, von einem bestimmten Normalmaße auszugehen, so stelle ich mir vor, daß etwa die von *Voit* in seiner Kost für einen mittleren Arbeiter aufgenommene Eiweißmenge, 118 *g* oder rund 120 *g*, immer noch in erster Linie zu empfehlen ist, denn diese Menge oder vielleicht etwas mehr ist in der Kost der besser situierten Arbeiter in der Regel enthalten.

Dagegen glaube ich, daß die von *Voit*, obgleich mit aller Reserve, vorgeschlagene Fettmenge, 56 *g*, in einer solchen Kost zu niedrig ist. Zeigt doch die Erfahrung, daß überall, wo der Mensch die Gelegenheit hat, seine Kost zu verbessern, diese wesentlich reicher an Fett ist, und es sollte daher die Kost für einen mittleren Arbeiter nicht weniger als 80 bis 100 *g* Fett täglich enthalten.

Der Rest der Energiezufuhr wäre dann mit Kohlehydraten zu decken. Hierbei muß bemerkt werden, daß der Verdauungsapparat des Menschen allerdings vermag, mehr als 500 *g* Kohlehydrate zu bewältigen, insbesondere wenn diese nicht in gar zu groben vegetabilischen Nahrungsmitteln genossen werden. Andrerseits hat aber *Voit* im großen und ganzen vollkommen Recht, wenn er vor einer zu reichlichen Kohlehydratmenge in der Kost warnt. Wo dies möglich ist, sollte man es also vermeiden, mehr als etwa 500 *g* Kohlehydrate in einem Kostmaß aufzunehmen.

Die täglichen Variationen der Nahrungszufuhr.

Es würde zu weit führen, wenn ich die vorliegenden Erfahrungen über den Genuß von den einzelnen Nahrungsmitteln bei verschiedenen Gruppen der Bevölkerung und in verschiedenen Ländern besprechen wollte, denn eine solche Besprechung würde den Umfang dieses Essays allzu viel vergrößern.

Dagegen möchte ich mit einigen Worten die täglichen Variationen der Nahrungszufuhr kurz erörtern.

Man stellte sich eine Zeitlang vor, daß der Mensch Tag für Tag immer die gleichen Mengen der einzelnen Nahrungsstoffe genießen müßte, um sich in normalem Zustand zu befinden, und bei der Ausarbeitung von Kostmaßen für allgemeine Anstalten war man daher bestrebt, diese so zu gestalten, daß die dort zu verpflegenden Individuen jeden Tag dieselbe

Menge von Eiweiß, Fett und Kohlehydraten bekommen sollten; zu diesem Zwecke wurden Speisezettel zusammengestellt, die aus kulinarischem Gesichtspunkte zuweilen ganz sonderbar waren.

Demgegenüber machte indessen *Hofmann* geltend, daß eine solche Gleichförmigkeit für das subjektive Wohlbefinden des im wechselnden Maße tätigen Menschen kaum erforderlich und, wie die Praxis bekundet, nicht einmal erwünscht ist, denn es liegt in dieser Variation der Kostmenge ein mächtiges Mittel, das subjektive Wohlbefinden zu heben. Ein Kostmaß soll daher den Durchschnittswert für eine Beköstigungsperiode, etwa eine Woche, angeben. Während der einzelnen Tage können dagegen ziemlich umfangreiche Variationen stattfinden.

Über die Größe dieser Variationen im täglichen Leben besitzen wir nur verhältnismäßig wenige Angaben, was damit zusammenhängt, daß man nur in wenigen Fällen während einer genügend langen Zeit die tägliche Nahrungsaufnahme verfolgt hat.

Ich habe in folgender Tabelle einige hierher gehörige Beobachtungen zusammengestellt und dabei für jede der drei Gruppen organische Nahrungsstoffe sowie für die Calorienzufuhr die prozentige Abweichung von der Durchschnittszahl nach oben (O) und unten (U) sowie die mittlere Abweichung (M) angegeben.

Charakteristik	Beobachtungsdauer in Tagen	Die prozentuelle Abweichung vom Mittel												Autor
		Eiweiß			Fett			Kohlehydrate			Calorien			
		O	U	M	O	U	M	O	U	M	O	U	M	
Arzt	16	12	20	8	28	25	14	23	26	12	—	—	—	*Jürgensen*
Frau	9	13	10	9	18	35	13	14	16	9	—	—	—	*Jürgensen*
Student	16	13	18	12	33	30	15	27	35	14	24	24	9	*Hultgren und Landergren*
Student	8	18	12	12	90	46	27	31	27	18	29	20	13	
Student	10	41	29	13	66	21	15	32	15	11	31	22	13	
Student	10	22	30	3	47	18	14	42	19	16	22	14	9	
Student	8	19	9	6	32	34	21	19	18	13	19	21	13	
Arzt	8	25	21	16	33	30	20	28	16	11	21	19	11	
Feiler	7	47	40	28	48	38	17	26	28	18	31	30	16	
Kupferschmied	6	29	28	14	59	27	23	22	10	8	26	19	11	
Steinsetzer	7	20	26	12	32	23	15	12	20	8	16	18	11	
Feldarbeiter	6	14	8	6	85	46	39	22	47	20	15	27	10	
Tischler	7	36	29	14	36	21	13	17	11	11	15	16	9	
Kupferschmied	7	20	33	11	79	52	36	14	14	6	24	18	14	
Feiler	7	36	26	18	45	29	24	9	13	8	11	14	7	
Feldarbeiter	11	38	29	18	57	26	22	33	25	11	21	22	14	
Zimmermann	8	34	19	10	28	41	14	18	19	13	6	16	5	
Maurer	7	18	14	7	8	8	7	11	14	8	8	9	6	
Holzsäger	7	12	16	8	24	26	13	13	15	9	8	9	6	

Die mittlere Abweichung beträgt also für das Eiweiß 3 bis 28%, für das Fett 7 bis 39%, für die Kohlehydrate 6 bis 20% und für die Gesamtcalorien 5 bis 16%.



In bezug auf die Energiezufuhr sind die Variationen also entschieden kleiner als in bezug auf die einzelnen Nahrungsstoffe. Hier kommt das Streben des Körpers nach einer genügenden Zufuhr von Brennmaterial deutlich zum Vorschein; die Beschaffenheit derselben kommt erst in zweiter Linie in Betracht. Indessen tritt auch hinsichtlich dieser eine bestimmte Regel deutlich auf: die täglich genossene Fettmenge variiert viel mehr als die Menge des Eiweißes und der Kohlehydrate. Daß die letzteren verhältnismäßig kleine Variationen darbieten, läßt sich angesichts der großen Rolle des Brotes in unserer Kost schon von vornherein erwarten.

Im Durchschnitt aller Versuche ist die mittlere Variation beim Eiweiß 12 (Grenzen 6 und 28), beim Fett 21 (Grenzen 7 und 39), bei den Kohlehydraten 12 (Grenzen 6 und 20) und bei den Gesamtcalorien 10% (Grenzen 5 und 16%).

Die maximale Abweichung vom Mittel nach oben beträgt im Durchschnitt beim Eiweiß 25, beim Fett 45, bei den Kohlehydraten 22 und bei den Gesamtcalorien 19%.

Die maximale Abweichung vom Mittel nach unten beträgt im Durchschnitt beim Eiweiß 22, beim Fett 30, bei den Kohlehydraten 20 und bei den Gesamtcalorien 19%.

Literatur.

Albertoni P. und *Novi J.*, Über die Nahrungs- und Stoffwechselbilanz des italienischen Bauers. Arch. f. d. ges. Physiol., 56, S. 213, 1894.

Atwater W. O. and *Benedict F. G.*, Experiments on the metabolism of matter and energy in the human body. Washington 1899.

Dieselben, Metabolism of matter and energy in the human body. Washington 1902.

Dieselben, Experiments on the metabolism of matter and energy in the human body 1900—1902. Washington 1903.

Benedict F. G., The influence of inanition on metabolism. Washington 1907.

Benedict F. G. and *Milner R. D.*, Experiments on the metabolism of matter and energy in the human body 1903—1904. Washington 1907.

Benedict F. G. and *Carpenter P. M.*, The influence of muscular and mental work on metabolism and the efficiency of the human body as a machine. Washington 1909.

Blix M. G., Zur Frage über die menschliche Arbeitskraft. Skand. Arch. f. Physiol., 15, S. 122, 1903.

Chittenden R. H., Physiological economy in nutrition. London 1905.

Ekholm K., Studien über den Nahrungsbedarf des erwachsenen ruhenden Menschen. Skand. Arch. f. Physiol., 11, S. 1, 1900.

Erismann F., Die Ernährungsverhältnisse der Arbeiterbevölkerung in Zentralrußland. Arch. f. Hyg., 9, S. 23, 1889.

Forster J., Beiträge zur Ernährungsfrage. Zeitschr. f. Biol., 9, S. 381, 1873.

Hofmann F., Die Bedeutung von Fleischnahrung und Fleischkonserven. Leipzig 1880.

Hultgren E. O., Bemerkungen zu der Abhandlung: *Albertoni* und *Novi*, Über die Nahrungs- und Stoffwechselverhältnisse des italienischen Bauers. Arch. f. d. ges. Physiolog., 60, S. 205, 1895.

Hultgren E. O. und *Landergren E.*, Untersuchung über die Ernährung bei frei gewählter Kost. Hygiea, Festband, 1889.

Dieselben, Untersuchung über die Ernährung schwedischer Arbeiter bei frei gewählter Kost. Stockholm 1891.

Jaquet A., Ein neuer Apparat zur Untersuchung des respiratorischen Stoffwechsels des Menschen. Verhandl. d. Naturf. Ges. in Basel, 15, S. 252, 1903.

Johansson J. E., Über den Einfluß der Temperatur in der Umgebung auf die Kohlensäureabgabe des menschlichen Körpers. Skand. Arch. f. Physiol., 7, S. 123, 1897.

Jürgensen Chr., Die Frage über die Größe der Nahrungszufuhr erwachsener Menschen und die Verteilung derselben auf die Mahlzeiten. Zeitschr. f. Biol., 22, S. 489, 1886.

König J., Chemie der menschlichen Nahrungs- und Genußmittel. 4. Aufl. I—III. Berlin 1903—1910.

Landergren E., Untersuchungen über die Eiweißumsetzung des Menschen. Skand. Arch. f. Physiol., 14, S. 112, 1903.

Lavoisier A. L., Expériences sur la respiration des animaux et sur les changements qui arrivent à l'air en passant par leur poumons. Mém. de l'Académie des Sciences, 1777, S. 186. — Oeuvres 2, S. 171.

Lavonius H., Zur Kenntnis des Stoffwechsels bei Athleten. Skand. Arch. f. Physiol., 17, S. 196, 1905.

Manfredi L., Über die Volksernährung in Neapel vom hygienischen Standpunkte. Arch. f. Hygiene, 17, S. 552, 1893.

Meinert C. A., Armee- und Volksernährung. I—II. Berlin 1880.

Moquette J. J. R., Onderzoekingen over volksvoeding in de gemeende Utrecht. Utrecht 1907.

Neumann R. O., Experimentelle Beiträge zur Lehre von dem täglichen Nahrungsbedarf des Menschen, unter besonderer Berücksichtigung der notwendigen Eiweißmenge. Arch. f. Hygiene, 45, S. 1, 1902.

Ohlmüller W., Zusammensetzung der Kost siebenbürgischer Feldarbeiter. Zeitschr. f. Biol., 20, S. 392, 1884.

Paton N., *Dunlop* and *Inglis*, A study of the diet of the labouring classes in Edinburgh. Edinburgh 1898; zit. nach *Slosse* und *Waxweiler*.

Pavlow J. P., Die Arbeit der Verdauungsdrüsen. Wiesbaden 1898.

Pettenkofer M., Über die Respiration. Annalen der Chemie und Pharmazie, II. Suppl.-Bd., S. 1, 1862.

Ranke H., Über die Kost der italienischen Ziegelarbeiter. Zeitschr. f. Biol., 13, S. 130, 1877.

v. Rechenberg C., Die Ernährung der Handweber in der Amtshauptmannschaft Zittau. Leipzig 1890.

Regnault V. et *Reiset J.*, Recherches chimiques sur la respiration des animaux des diverses classes. Ann. de chimie et physique, 3e série, 26, S. 293, 1849.

Rowntree, Poverty. A study of town life. London 1902. Zit. nach *Slosse* und *Waxweiler*.

Rubner M., Calorimetrische Untersuchungen. Zeitschr. f. Biol., 21, S. 375, 1885.

Derselbe, Die Quelle der tierischen Wärme. Ebenda, 21, S. 375, 1885.

Derselbe, Volksernährungsfragen. Leipzig 1908.

Sivén V. O., Über das Stickstoffgleichgewicht beim erwachsenen Menschen. Skand. Arch. f. Physiol., 10, S. 91, 1899.

Derselbe, Zur Kenntnis des Stoffwechsels beim erwachsenen Menschen mit besonderer Berücksichtigung des Eiweißbedarfes. Ebenda, 11, S. 308, 1901.

Slosse A. et *van de Weyer E.*, Étude analytique de l'alimentation d'un groupe de trente-trois ouvriers Bruxellois. Mém. cour. et autres mém. publ. par l'Académie roy. de méd. de Belgique, 19, 1908.

Slosse A. et *Waxweiler E.*, Enquête sur l'alimentation de 1065 ouvriers belges. Bruxelles 1910.

Sondén K. und *Tigerstedt R.*, Untersuchungen über die Respiration und den Gesamtstoffwechsel des Menschen. Skand. Arch. f. Physiol., 6, S. 116, 1895.

Steinheil E., Zusammensetzung der Nahrung von vier Bergleuten in der Grube Silberau bei Ems. Zeitschr. f. Biol., 13, S. 415—423, 1877.



Studemund, Ein Beitrag zur Lehre vom Eiweißbedarf des gesunden Menschen. Arch. f. d. ges. Physiol., 48, S. 579, 1891.

Sundström S., Über die Ernährung bei frei gewählter Kost. Skand. Arch. f. Physiol., 19, S. 78, 1906.

Derselbe, Untersuchungen über die Ernährung der Landbevölkerung in Finnland. Helsingfors 1908.

Tigerstedt R., Skogsarbetarnes föda i nordvestra delen af Ångermanland, enligt uppgifter insamlade af *N. Englund.* Hygiea, 1900, I, S. 121.

Derselbe, Über das Eiweißminimum. Ber. über den 14. internationalen Kongreß für Hygiene und Demographie, II, S. 337, 1908.

Derselbe, Das Stoffwechselminimum beim Menschen. Archivio di fisiologia, 7, S. 426, 1909.

Derselbe, Der Energiewechsel. *Oppenheimers* Handb. d. Biochemie, 41, S. 1, 1910.

Voit C., Beiträge zum Kreislauf des Stickstoffs im tierischen Organismus. Physiol.-chem. Unters., I, S. 1. Augsburg 1857.

Derselbe, Untersuchungen über den Einfluß des Kochsalzes, des Kaffees und der Muskelbewegungen auf den Stoffwechsel. München 1860.

Derselbe, Über die Kost in öffentlichen Anstalten. Zeitschr. f. Biol., 12, S. 1, 1876.

Derselbe, Untersuchung der Kost in einigen öffentlichen Anstalten. München 1877.

Derselbe, Physiologie des allgemeinen Stoffwechsels und der Ernährung. *Hermanns* Handb. d. Physiol., 4, 1. Leipzig 1881.

Derselbe und *Bischoff Th. W.,* Die Gesetze der Ernährung des Fleischfressers. Leipzig 1860.

Widlund K. E., Untersuchung des Verhältnisses zwischen CO_2-Produktion in Ruhelage und in stehender Stellung. Skand. Arch. f. Physiol., 17, S. 290, 1905.

Wolpert H., Über die Kohlensäure- und Wasserdampfausscheidung des Menschen bei gewerblicher Arbeit und bei Ruhe. Arch. f. Hyg., 26, S. 107, 1896.

Zuntz N., Untersuchungen an zwei hungernden Menschen. Arch. f. pathol. Anat., 131, Suppl. 1893.

Zuntz N., Loewy A., Müller F. und *Caspari W.,* Höhenklima und Bergwanderungen in ihrer Wirkung auf den Menschen. Berlin 1906.

U. S. Department of agriculture. Office of experiment Stations; Washington.

Bul. 29. *Wait,* Dietary studies at the university of Tennessee, 1896.

Bul. 31. *Gibson, Calvert* and *May,* Dietary studies at the university of Missouri, 1896.

Bul. 32. *Stone,* Dietary studies at Purdue university, Lafayette, Ind., 1896.

Bul. 36. *Voorhees,* Food and nutrition investigations in New Jersey, 1896.

Bul. 38. *Atwater* and *Woods,* Dietary studies wich reference to the food of the negro in Alabama, 1897.

Bul. 40. *Goss,* Dietary studies in New Mexico, 1899.

Bul. 46. *Atwater* and *Woods,* Dietary studies in New York City, 1898.

Bul. 52. *Bevier,* Nutrition investigations in Pittsburg, Pa., 1898.

Bul. 53. *Wait,* Nutrition investigations at the university of Tennessee, 1898.

Bul. 54. *Goss,* Nutrition investigations in New Mexico, 1898.

Bul. 55. *Atwater* and *Bryant,* Dietary studies in Chicago, 1898.

Bul. 71. *Frissel* and *Bevier,* Dietary studies of negroes in Eastern Virginia, 1899.

Bul. 75. *Atwater* and *Bryant,* Dietary studies of university Boat Crews, 1900.

Bul. 84. *Jaffa,* Nutrition investigations at the California Agricultural Experiment Station, 1900.

Bul. 91. *Grindley, Sammis, Lodd, Bevier* and *Sprague,* Nutrition investigations at the university of Illinois, North Dakota agricultural College, and Lake Erie College, Ohio, 1900.

Bul. 107. *Jaffa,* Nutrition investigations among fruitarians and chinese at the California agricultural experiment Station, 1901.

Bul. 116. *Atwater* and *Bryant,* Dietary studies in New York City, 1903.
Bul. 117. *Wait,* Experiments on the effect of muscular work upon the digestibility of food and the metabolism of nitrogen, 1902.
Bul. 129. *Milner,* Dietary studies in Berlin and Springfield, Mass., Philadelphia, Pa., and Chicago, Ill., 1903.
Bul. 132. *Jaffa,* Further investigations among fruitarians at the California agricultural experiment Station, 1903.
Bul. 149. *Woods* and *Mansfield,* Studies of food of Maine lumberman, 1904.
Bul. 152. *Mallinckrodt,* Dietary Studies with Harvard university students, 1905.
Bul. 221. *Hills, Wait* and *White,* Dietary studies in rural regions in Vermont, Tennessee and Georgia, 1909.

Über Implantation und Transplantation.

Von **G. Axhausen**, Berlin.

Wer die Entwicklung unserer chirurgischen Kunst forschenden Auges überschaut, dem wird es nicht entgehen, daß die letzten Jahrzehnte ein immer stärkeres Hervortreten konservativer Maßnahmen deutlich erkennen lassen. Der alte Chirurg „schnitt fort“, der moderne Chirurg „sucht zu erhalten“. Ganz besonders auf dem praktisch so eminent wichtigen Gebiet der Gelenktuberkulose ist dieser Wandel klar verfolgbar.

Aber auch in den Fällen, wo die Fortnahme kranker Teile gebieterisch notwendig und durch nichts zu umgehen ist, macht sich die fortschreitende Entwicklung bemerkbar. Dem alten Chirurgen war die Fortnahme kranken Gewebes die eigentliche Aufgabe; der moderne Chirurg stellt sich das Ziel, das unbrauchbare und kranke Gewebe durch brauchbares, gesundes zu ersetzen.

Das Verfahren, das dem modernen Chirurgen in diesen Bestrebungen in erster Linie dienstbar ist und das mit Recht als eines der Wahrzeichen der modernen Chirurgie bezeichnet werden kann, dieses Verfahren ist die freie Gewebsüberpflanzung, die Transplantation. Gerade hier haben die letzten Jahre eine ungeahnt reiche Entwicklung gebracht. Man kann mit Recht sagen, daß die neu gewonnenen Kenntnisse von der Überpflanzbarkeit menschlichen Gewebes fast in allen Zweigen der operativen Therapie befruchtend gewirkt haben. Aber selbst weit über die Fachkreise und über die Fachpresse hinaus haben die Probleme und die Arbeiten auf dem Gebiete der freien Transplantation Interesse erweckt. Und gewiß nicht mit Unrecht; bieten doch die der freien Transplantation zugrunde liegenden Lebensvorgänge für einen jeden, der Auge und Sinn für das Walten der Natur besitzt, eine Fülle von Erscheinungen, die der interessierten Betrachtung wert sind. So habe ich mich denn gern entschlossen, dem Wunsche nach einer allgemein verständlichen Darstellung der Lehre von der Transplantation nachzukommen. Hierbei konnte ich mir nicht versagen, auch die Fremdkörperimplantation, die zu der Transplantation in engster Beziehung steht, in den Bereich meiner Darstellung mit einzubeziehen.

Die Idee der Transplantation ist es, bei Defekten von Geweben oder Organen, wie sie durch Krankheit oder Unglücks-

fall entstehen können, durch die Übertragung entsprechender Gewebe und Organe von anderer Stelle her, wo sie überschüssig oder entbehrlich sind, einen lebenden und funktionsfähigen Ersatz zu bringen.

Uralt ist die Idee, finden wir doch schon im griechischen Sagenkreis die Vorstellung von der Wiederverjüngung des alternden Menschen durch das Überfließenlassen des Blutes junger Tiere in das verbrauchte Gefäßsystem. Jahrtausende aber vergingen, bis die mythischen Vorstellungen der wissenschaftlichen Forschung zufielen, bis die Durchführbarkeit der Idee kritisch durchprüft wurde.

Dasjenige Moment, das allein das systematische Studium und die praktische Anwendung der Gewebsüberpflanzung ermöglicht und das gleichzeitig den Aufschwung der modernen Chirurgie überhaupt einleitete, dies Moment ist die moderne Wundbehandlung.

Wohl war es hier und da einem der Zeit vorauseilenden Genie vergönnt, auch in früherer Zeit freie Gewebsübertragungen, wenigstens am Versuchstier, mit Erfolg zur Ausführung zu bringen; ich gedenke der genialen Knochenüberpflanzungen des französischen Chirurgen *Ollier*, dessen Werk für alle Zeit eines der Fundamente der ganzen Transplantationslehre bleiben wird. Die systematische Ausarbeitung des ganzen Problems und die Nutzanwendung am menschlichen Organismus mußte der Zeit der modernen Wundbehandlung vorbehalten sein; denn erst eine ungestörte Wundheilung machte beim Menschen eine Einheilung resp. Anheilung übertragenen Gewebes möglich. In einer Zeit, in der jede größere Wunde in Eiterung überging, in der die Heilung erst nach Ausstoßung massenhafter, abgestorbener Gewebsteile langsam und zögernd erfolgte — in einer Zeit, in der jeder größere, in der Wunde befindliche Fremdkörper der Ausstoßung durch Eiterung anheimfiel, in einer solchen Zeit war für die freie Überpflanzung von Gewebsteilen kein Platz. Gerade wegen der beobachteten Ausstoßung der Fremdkörper wurde in ihnen damals die Quelle der Wundkrankheit gesucht. Darauf z. B. basierte das ungeheuerliche Verfahren, bei frischen Schußwunden durch Eingießen von siedendem Öl die Geschosse „unschädlich zu machen". Die Möglichkeit einer ungestörten Einheilung größerer Fremdkörper mußte damals undiskutierbar erscheinen.

Erst *Listers* große Entdeckungen bereiteten den Boden auch für die Transplantation. *Lister* stellte fest, daß die Wundentzündung und Wundeiterung weder eine Folge der Verwundung selber, noch eine Folge der Anwesenheit von Fremdkörpern sein könnte. Er lehrte die Mitwelt, daß erst das Hineingeraten von kleinsten Lebewesen die Wunde zur Eiterung bringt und daß, wenn es gelingt, diese kleinsten Lebewesen fernzuhalten, auch die größten Wunden selbst bei Anwesenheit von Fremdkörpern zu rascher, glatter Heilung ohne Entzündung und Eiterung kommen können.

Die Mittel zur Bekämpfung der feindlichen Lebewesen, der eitererregenden Bakterien, haben sich im Laufe der Jahrzehnte nicht unwesent-

lich geändert und auch manche der Vorstellungen *Listers* hat sich als irrig erweisen lassen. Die Hauptpunkte sind geblieben:

Die Wundentzündung und Eiterung, d. h. die Wundinfektion ist eine Folge des Eindringens von eitererregenden Keimen und eine gegen die Keime gerichtete Wundbehandlung vermag die Wundinfektion hintanzuhalten, so daß auch die größten Wunden zur glatten Heilung gelangen. Und zweitens:

Beim Ausbleiben der Wundinfektion können auch Fremdkörper im Organismus zur glatten Einheilung gelangen.

Auf dieser Basis konnte nunmehr der Gedanke einer therapeutischen Fremdkörpereinheilung und der weitere einer freien Gewebsüberpflanzung mit Berechtigung erwogen und diskutiert werden.

Wie verhält sich nun der Organismus bei Ausschluß der Wundinfektion den in den Wunden liegenden Fremdkörpern gegenüber?

Der Vorgang gestaltet sich in allen Fällen durchaus gleichartig, gleichgültig, welcher Natur und welcher Größe der Fremdkörper ist. Dort, wohin er gelangt, ruft er einen Reizzustand der umgebenden Gewebe hervor, der zu einer Erweiterung der Blutgefäße, zu einer Auswanderung der weißen Blutkörperchen (Leukocyten) aus den kleinsten Blutgefäßen und zu einer Wucherung der angrenzenden Bindegewebszellen führt. Dieses wuchernde Bindegewebe, das gefäßreich ist und zahlreiche weiße Blutkörperchen einschließt, das Granulationsgewebe, drängt von allen Seiten gegen den Fremdkörper heran und umgibt ihn so allseitig mit einer Granulationskapsel. Das weitere Schicksal des Fremdkörpers verhält sich verschieden, je nachdem er löslich oder unlöslich ist. Die Säfte des Granulationsgewebes besitzen nicht allein die Fähigkeit des „Lösens" wie andere Flüssigkeiten, sondern sie enthalten besondere Stoffe, die von den weißen Blutkörperchen abgesondert werden und die genau, wie die vom Magen abgesonderten Verdauungsfermente die Fähigkeit haben, manche sonst unlöslichen tierischen Gewebe, zu „verdauen", d. h. zu lösen. Kraft dieser Fähigkeit vermag das Granulationsgewebe, z. B. bei der normalen Wundheilung die Bezirke des körpereigenen Gewebes, die durch die direkte Gewalt der Verletzung dem Tode verfallen sind, aufzulösen und zu beseitigen. Genau in gleicher Weise vermag das Granulationsgewebe manche einverleibten Fremdkörper zur Lösung zu bringen. Das beste Beispiel hierfür besitzen wir in dem häufigsten Unterbindungsmaterial für Blutgefäße, in dem aus der Muskelschicht der Därme bereiteten Catgut. Nach wenig Wochen ist der versenkte Catgutfaden durch die Tätigkeit des leukocytenreichen Granulationsgewebes zur Lösung gebracht und verschwunden; wir können mit Hilfe des Mikroskops leicht die weißen Blutkörperchen, die in Schwärmen die Catgutfäden umgeben, in ihrer Arbeit beobachten und die einzelnen Phasen der Lösung verfolgen.

Anders liegen die Dinge nun bei den unlöslichen Fremdkörpern. Hier ist der weitere Verlauf abhängig von den physikalischen Verhältnissen des Fremdkörpers, von seiner Porosität. Ist er porös, so wandert das gefäß-

reiche Granulationsgewebe in alle seine Hohlräume hinein; der Fremdkörper wird in allen Teilen von lebendem Gewebe durchwachsen, so daß er sogar bei flüchtiger Betrachtung vaskularisiert, belebt erscheint, da von seiner Schnittfläche Blut entströmen kann. Aber scheinbar nur ist diese Vaskularisation; der Körper selbst bleibt tot; nur durchwachsen wird er von dem lebenden Gewebe. Manchmal vermag sogar das eindringende Granulationsgewebe das Gefüge des Fremdkörpers zu sprengen; so vor allem bei dem in die Wundtiefe versenkten Seidenfaden. Hier wird das dichte Geflecht der Seidenfäserchen durch das durchwachsende Granulationsgewebe mehr und mehr gelockert; und es verwandelt sich schließlich der versenkte Seidenfaden, nach der Umwandlung des Granulationsgewebes in festes Bindegewebe, in einen von Seidenfäserchen durchwirkten, lebenden Bindegewebsstrang. Immer aber bleiben die Fibrillen selbst unverändert; hierin gerade liegt die dauernde mechanische Wirksamkeit solcher versenkter Seidenfäden, von der wir unter besonderen Umständen mit Bewußtsein Gebrauch machen.

Ist dagegen der Fremdkörper kompakt, so bleibt er zeitlebens von Granulationsgewebe, das sich mehr und mehr in Bindegewebe verwandelt, wie von einer derben Kapsel umgeben, liegen. Manchmal allerdings vermag das Granulationsgewebe, namentlich durch die Ausbildung eigenartiger großer vielkerniger Zellbildungen (Riesenzellen) hie und da die Oberfläche des Fremdkörpers ein wenig anzufressen — so bei der Einverleibung von Elfenbein und toten Knochenstücken; der Hauptsache nach aber bleiben diese großen Fremdkörper unbeeinflußt und eingekapselt an ihrem Orte zeitlebens liegen. —

Von dieser Fähigkeit des Körpers, Fremdkörper selbst größeren Umfanges einheilen zu lassen, sie nicht als fremde Eindringlinge zur Ausstoßung zu bringen, von dieser Fähigkeit machen wir auch heutzutage noch Gebrauch. Wir nennen das Verfahren die Fremdkörperimplantation. Hierzu gehören die bei Operationen üblichen Gefäßunterbindungen und versenkten Nähte; hierzu gehören weiter die Silberdrahtnähte, die wir zur Vereinigung spannender Gewebsteile und zur Naht von gebrochenen Knochen benutzen; hierzu gehören auch die Elfenbeinstäbe, die gelegentlich in die Markhöhlen gebrochener Knochen zur Wiederherstellung ihrer Kontinuität eingesenkt werden; hierzu gehören schließlich die Metallplatten und Metallkrammen, die namentlich von englischen Chirurgen zur idealen Wiedervereinigung schlecht stehender Knochenbrüche angelegt und versenkt werden.

Es gab eine Zeit, in der von dieser Fremdkörperimplantation noch in größerem Umfange Gebrauch gemacht wurde. Es wurden umfangreiche Defekte, wie sie nach komplizierten Schädelbrüchen oder nach der operativen Entfernung von Hirngeschwülsten entstehen, durch Metallplatten, Celloidinplatten u. a. geschlossen. Man ließ bei Bauchwanddefekten, wie sie nach komplizierten, mehrere Operationen erheischenden Eiterungen im Bauchraum, besonders im Gefolge der Blinddarmentzündung, entstehen, Draht-

netze zur Verstärkung des Verschlusses einheilen. Die gleichen Netze wurden auch zum Verschluß großer Bruchpforten verwendet. Es ist nicht zu bezweifeln, daß durch diese Fremdkörperimplantation manches Gute erreicht wurde — und doch ist ihre Zeit vorüber. Sie ist mit Recht in Mißkredit gekommen wegen der Nachteile, die dem Vorgehen prinzipiell anhaften.

Wenn es auch richtig ist, daß große Fremdkörper in der vorher beschriebenen Art einheilen können, so ist darüber nicht zu vergessen, daß die Einheilung namentlich kompakterer Fremdkörper in einem Prozentsatz der Fälle nicht gelingt, daß wir mit der Möglichkeit zu rechnen haben, daß trotz der modernen Wundbehandlung die Fremdkörper, wie in früherer Zeit, entweder gleich nach der Operation oder auch später unter Erregung von Eiterung zur Ausstoßung gelangen. Die Ursache hierfür liegt in den feineren anatomischen und bakteriologischen Vorgängen innerhalb der heilenden Wunde, über die hier nur folgendes gesagt sei:

Wie schon bemerkt, konnten nicht alle der *Lister*schen Anschauungen vor der weiteren Forschung bestehen. Es konnte vor allem festgestellt werden, daß seine Annahme, nur bei völliger Abwesenheit jeglicher Keime erfolge die glatte Heilung, nicht zutreffend ist. Exakte Untersuchungen haben gezeigt, daß es bei der Ubiquität der Wundinfektionserreger unmöglich ist, die Wunden völlig von ihnen frei zu halten; und ebenso hat es sich als unmöglich erwiesen, die einmal in die Wunde hineingeratenen Keime nachträglich abzutöten. Die Erfahrungen und weitere genaue Untersuchungen haben feststellen lassen, daß eine gewisse, beschränkte Anzahl solcher Keime die Wundheilung nicht stört, und zwar daher, weil der Körper über Schutzstoffe verfügt, die teils zelliger Natur sind (weiße Blutkörperchen), teils gelöst im Serum sich befinden und die die Fähigkeit haben, eine gewisse Anzahl von Bakterien innerhalb der Wunde zu vernichten resp. in der Entwicklung zu hemmen. Wenn nun aber in solchen Wunden größere Fremdkörper vorhanden sind, so addiert sich der von ihnen hervorgerufene Entzündungsreiz zu dem, der durch die einmal vorhandenen Bakterien hervorgerufen wird; und es kann daher die Anwesenheit solcher Fremdkörper zu einer Überwindung der natürlichen Schutzstoffe führen, die bei Abwesenheit des Fremdkörpers ceteris paribus nicht eingetreten wäre. Mit anderen Worten: die Anwesenheit großer Fremdkörper steigert die primäre Infektionsgefahr. Hieraus ergibt sich klar verständlich die Tatsache, daß wir bei der Implantation größerer Fremdkörper nicht allzu selten eine, wenn auch milde, so doch zur Ausstoßung der Fremdkörper führende Eiterung erleben.

Und auch die Tatsache der gelegentlichen Spätinfektion und Spätausstoßung größerer, kompakter Fremdkörper ist keineswegs unverständlich. Akzidentelle Ursachen können leicht zu Verletzungen des den Fremdkörper unmittelbar umgebenden Granulationsgewebes führen, wodurch Blutansammlungen in der Umgebung des Fremdkörpers entstehen. Nun wissen wir, daß solchen einheilenden Fremdkörpern gelegentlich etliche Keime

anhaften, die zwar wegen der Wirkung der Schutzstoffe nicht zur Entwicklung und Vermehrung gelangen, die aber lange Zeit lebend und entwicklungsfähig liegen bleiben können. Solchen Bakterien wird durch die Blutansammlung ein günstiger Nährboden bereitet; sie können nunmehr noch in später Zeit zur Vermehrung kommen. Die Vereiterung des Blutergusses und die Ausstoßung der Fremdkörper ist die Folge. Nicht unerwähnt soll bleiben, daß gelegentlich aus dem strömenden Blut, in dem häufig bei umschriebener Eiterung an anderen Stellen des Körpers (Furunkel, Abscesse etc.) Bakterien kreisen, solche Bakterien in dem erwähnten Bluterguß abgelagert werden können. Auch hierdurch kann die Spätausstoßung der Fremdkörper bewirkt werden.

Solche Mißerfolge waren es, die der Anwendung der Fremdkörperimplantation größeren Stiles stets eine gewisse Beschränkung auferlegten. Sie waren es, die auch die Bemühungen *Glucks*, bewegliche Elfenbeingelenke an die Stelle versteifter Gelenke einzuführen und zur Einheilung zu bringen, schließlich zum Scheitern brachten.

Die einzige Möglichkeit, solche Mißerfolge zu vermeiden, war gegeben, wenn es gelang, wenigstens die eine Komponente, nämlich die Fremdkörperwirkung, auszuschalten, wenn es gelang, dieselbe mechanische Leistung von einem Körper zu erreichen, der nicht tot im Organismus lag, sondern, lebend übertragen, am Leben blieb und zu einem neuen lebenden Bestandteil des Organismus wurde. So baute sich auf der Fremdkörperimplantation der Gedanke der Gewebstransplantation auf, d. h. der Übertragung lebenden Gewebes, das die Aufgabe hat, am Einpflanzungsort am Leben zu bleiben, dort neue Wurzeln zu gewinnen und an neuer Stelle zum Dauerbestand des Organismus zu werden. Beide Dinge sind, wie schon aus dem Vorausgegangenen ersichtlich ist, im Wesen durchaus verschieden: wir müssen, um dem auch äußerlich Ausdruck zu geben, streng scheiden zwischen die Fremdkörperimplantation auf der einen Seite und der Gewebstransplantation auf der anderen Seite.

Sofort aber muß sich hier die Frage erheben: Hat ein lebendes Gewebe die Fähigkeit, nach Trennung von seinem Mutterboden an anderem Ort am Leben zu bleiben und welches sind die dafür nötigen Bedingungen?

Wenn ein Teil des Organismus aus dem Zusammenhange mit dem Ganzen gelöst und an andere Stelle übertragen weiterleben soll, so muß die Trennung von dem Gesamtorganismus nicht unmittelbar den Tod des betreffenden Teiles bewirken; denn wäre erst einmal das Entnahmestück tot, so könnte auch die Übertragung auf den geeignetsten Nährboden den Tod nicht mehr ungeschehen machen.

Besitzen nun vom Ganzen losgelöste Teile in der Tat die Fähigkeit eines, wenn auch vorübergehenden Weiterlebens? Diese Vorstellung des eigenen Weiterlebens, des Eigenlebens, der Vita propria ist auf das engste verknüpft mit der zellulären Auffassung der Lebensvorgänge über-

haupt, die uns seit *Virchow* geläufig geworden ist. Wir wissen, daß der Organismus nicht etwas unbedingt Einheitliches ist, sondern eine Zusammenordnung vieler lebender Einzelteile, „ein Zellstaat". Wie in einem wohlorganisierten Staat jedes einzelne Glied dem Ganzen dienende Funktionen hat und vom Zentrum aus Nahrung und Anregung empfängt, so haben auch die kleinen Einzelteile des Organismus, die Leber-, Knochen-, Bindegewebszellen etc. ihre eigenen Funktionen im Dienste des Gesamtorganismus, beziehen aber ihre Ernährung aus dem Blut und ihre Anreize aus dem Nervensystem. Und wie im Staat der einzelne, auch wenn das Ganze zugrunde geht, noch aus eigenem Vermögen heraus für einige Zeit das Leben zu fristen vermag, so besitzen die einzelnen Körperzellen Unabhängigkeit genug, um auch nach dem Sistieren des Zentralorgans, des Herzens, noch einige Zeit sich unter Benutzung der in ihnen aufgestapelten Reservevorräte am Leben zu erhalten. Mit anderen Worten: nicht hört mit dem Stillstehen der Herztätigkeit in allen Zellen gleichzeitig das Leben auf, sondern es erlischt erst allmählich, und zwar in den verschiedenen Zellen nach verschieden langen Zeiträumen; es besitzt die einzelne Zelle im allgemeinen die Fähigkeit des Überlebens. Um nur ein Beispiel zu nennen: Knochenhaut, dem Kadaver viele Stunden, ja Tage nach dem Tode entnommen, zeigt nach dem Überbringen auf geeigneten Pflanzboden Zellvermehrung und Gewebsneubildung, die sichersten Beweise des Lebens.

Dieses durch Experiment und Erfahrung sichergestellte „Überlebenkönnen" bestimmter Zellgruppen ist die wichtige Tatsache, die in erster Linie das Verständnis für das Gelingen der Transplantation ermöglicht. Nicht aber möge man glauben, daß jede einzelne Zelle in dieser Richtung hin gleichgestellt sei. Wenn auch die Hauptbestandteile der Zelle, der eiweißreiche Zelleib (Protoplasma) und der in ihm liegende Kern (Nucleus) bei allen Zellen wiederkehrt, so finden wir doch in den weiteren Einzelheiten die denkbar reichste Variierung ihrer Formation entsprechend der mannigfaltigen Differenzierung ihrer Funktion. Hiermit parallel geht eine wesentliche Verschiedenheit in der Fähigkeit des Überlebens.

Als Gesetz kann man festhalten, daß die Fähigkeit des Überlebens umgekehrt proportional ist der Entwicklung, die die Zelle genommen hat; je näher die Zelle dem Urzustande ist, desto höher die Fähigkeit des Eigenlebens und Überlebens; je höher organisiert und differenziert, desto geringer diese Fähigkeit. So kann es schließlich nicht wundernehmen, daß die am höchsten organisierten Zellen, die Zellen des Zentralnervensystems, die Fähigkeit des Überlebens in einem nachweisbaren Grade nicht besitzen.

Wir werden demzufolge in gleichem Maße Verschiedenheiten der Transplantationsfähigkeit vermuten müssen: von der höher organisierten Zelle werden wir eine wirksame Übertragbarkeit nicht erwarten können, wohl aber von den weniger hoch organisierten Zellen, vor allen Dingen von den Zellen der äußeren Deckschicht der Haut (des Epithelgewebes)

und von den Gewebszellen aus der Reihe der Bindesubstanzen. Die Erfahrungen haben diese aprioristischen Erwartungen in der Tat vollkommen bestätigt.

Das „Überleben“ der Einzelzelle ist die Vorbedingung für die erfolgreiche Transplantation. Wir müssen daher im einzelnen alles vermeiden, was das Leben der Zellen zu gefährden geeignet wäre. Hierzu gehört vor allem die Austrocknung. Diese zu vermeiden, ist eine Aufgabe des technischen Verfahrens, die am besten dadurch gelöst wird, daß man der Entnahme des Transplantats stets die Einpflanzung unmittelbar folgen läßt. Kann man aus irgend welchen Gründen nicht direkt überpflanzen, muß also, wie es bei komplizierten Knochenüberpflanzungen vorkommen kann, das Transplantat einige Zeit aufgehoben werden, so müssen wir es vor Austrocknung schützen; wir müssen es feucht halten. Die Flüssigkeit, die uns zu diesem Zwecke dient, ist eine Lösung der verschiedensten Salze, die auch in den Gewebsflüssigkeiten des Körpers selber eine Rolle spielen. Die Flüssigkeit ist als *Ringer*sche Lösung allen biologischen Experimentatoren wohl bekannt.

Die Möglichkeit der Konservierung lebenden Zellmaterials, die zurzeit experimentell sichergestellt ist, läßt ganz von selber den Gedanken entstehen, daß es auch möglich sein müsse, die Zelle vor der Überpflanzung noch mit dem toten Entnahmeorganismus in Zusammenhang zu lassen — mit anderen Worten, daß es auf das Gleiche herauskommen müsse, ob man das Zellmaterial dem lebenden Organismus entnimmt und mehrere Stunden aufhebt, oder ob man das Material erst mehrere Stunden nach dem Tode des Individuums überhaupt entnimmt und dann direkt überträgt. Dieser Gedanke ist durchaus berechtigt; er ist durch die Tatsachen als richtig bestätigt worden. Ich habe der Transplantation vom toten Individuum speziell für die Knochentransplantation eine experimentelle Grundlage gegeben. Die praktische Übertragung auf den Menschen verdanken wir in erster Linie *Küttner*, der eine ganze Reihe umfangreicher Knochentransplantationen aus der Leiche mit Erfolg zur Ausführung bringen konnte. Aber auch für andere Gewebsarten (Fascien und Sehnen) hat sich die Möglichkeit der wirksamen Übertragung von toten Individuen seither vielfach experimentell erweisen lassen.

Das Eigenleben der Zellen, die Vorbedingung der erfolgreichen Transplantation, ist begreiflicherweise begrenzt; denn die Vorräte der einzelnen Zelle sind in nicht zu langer Zeit erschöpft. Eine wirksame Transplantation ist nur möglich, wenn, noch bevor diese Grenze erreicht ist, von außen her brauchbares Nahrungsmaterial an die überpflanzten Zellen herantreten vermag. Dieses neue Material kann zunächst nur von der Gewebsflüssigkeit des Organismus, in den hereintransplantiert ist, von der Gewebsflüssigkeit des „Mutterbodens“ geboten werden, denn sie umspült die Oberfläche des Transplantats.

Ein störendes Moment kann sich hier leicht bemerkbar machen: die Anwesenheit von Blutgerinnseln zwischen Transplantat und Mutterboden.

Sie werden der Gewebsflüssigkeit das Herantreten an das Transplantat erschweren müssen. Es ergibt sich hieraus die Bedeutung der exakten Blutstillung für das Gelingen der Transplantation. Je inniger die direkte Berührung zwischen Transplantat und Mutterboden, desto günstiger die Chancen für die Erhaltung des Transplantats.

Aber auch in den günstigsten Fällen wird die nährende und erhaltende Gewebsflüssigkeit zunächst nur an die äußeren Zellschichten des Transplantats herangelangen können. Wir sehen daraus, daß die Erhaltungsbedingungen für die Außenschicht am günstigsten liegen, weit ungünstiger für die weiter entfernt vom Mutterboden liegenden Zellgruppen. An diese kann die Gewebsflüssigkeit erst heran nach langsamer Durchdringung der mehr oder weniger dicken Außenschicht. Sehr leicht wird es also geschehen können, daß die andrängende Gewebsflüssigkeit zwar die Außenschichten des Transplantats noch lebend vorfindet und sie am Leben erhält, nicht aber die tiefer gelegenen Zellen, zu denen sie zu spät gelangt.

Weiter aber erhellt aus diesen Tatsachen, daß die Aussichten für die ausgedehnte Erhaltung des Transplantats um so größer sind, je länger das Eigenleben der überpflanzten Zellen dauert. Ganz besonders bei der Konservierung des Transplantats resp. bei der Überpflanzung vom Kadaver müssen wir bemüht sein, alles zu tun, was die Erhaltung des Eigenlebens zu fördern imstande wäre. Neben dem Schutz vor Austrocknung gehört hierzu in erster Linie die Innehaltung der geeigneten Temperatur. Wir wissen heutzutage, daß die Intensität der intrazellulären Prozesse in gleicher Weise, wie wir es bei anderen biologischen Vorgängen (z. B. der Fäulnis) sehen, in hohem Maße abhängig ist von der Temperatur. Auch die intrazellulären Prozesse werden auf ein Minimum beschränkt durch Temperatur**herabsetzung**. Und je weniger Vorratsmaterial abgebaut wird, um so länger muß der Vorrat reichen. So sehen wir, daß die Einhaltung eines Temperatur**minimums**, das zwischen 0 und 1° liegt, den minimalsten Verbrauch innerhalb der Zelle bewirkt und damit das Eigenleben der Zelle nach Möglichkeit verlängert. Wir werden also, gleich, ob wir das Transplantat aufbewahren oder noch bis zur Entnahme am toten Organismus belassen — das Entnahmematerial unter eine Temperatur zwischen 0 und 1° setzen müssen, um die Chancen der Überpflanzung auch unter solchen erschwerten Verhältnissen nach Möglichkeit zu begünstigen.

Wichtiger noch als die vorher berührten mechanischen Beziehungen zwischen Transplantat und Gewebsflüssigkeit, ja in vielen Fällen von ausschlaggebender Bedeutung für das Gelingen der Überpflanzung überhaupt sind die **chemischen Qualitäten der mütterlichen Gewebsflüssigkeit**.

Bei dem komplizierten Bau der Zellen und dem höchst verwickelten Chemismus der intrazellulären Lebensvorgänge ist es ohne weiteres verständlich, daß die für die Zellen in Betracht kommenden Ernährungsflüssigkeiten eine ganz bestimmte Zusammensetzung haben müssen. Es

liegt auf der Hand, daß schon vom rein chemischen Standpunkt aus die Gewebssäfte des eigenen Körpers am ehesten genau die notwendige Zusammensetzung haben werden. In zweiter Linie würden von diesem Gesichtspunkt aus die Gewebssäfte eines Individuums gleicher Spezies die erforderlichen Bedingungen erfüllen können. Andrerseits muß es a priori als durchaus unwahrscheinlich erscheinen, daß die Gewebssäfte eines Tieres anderer Spezies die erforderliche Zusammensetzung besitzen. Man braucht sich, um sich dies verständlich zu machen, nur vergegenwärtigen, wie verschieden die chemische Konstitution der Körperbestandteile, z. B. des Fettgewebes, bei den verschiedenen Tierspezies ist.

Wichtiger aber noch als die grob chemischen Zusammensetzungen sind die Beeinflussungen des Blutserums und damit der Gewebsflüssigkeit, die durch den Akt der Gewebsübertragung selber erst erzeugt werden. Hier hat die moderne Bakteriologie und Serologie in jahrelanger minutiöser Arbeit eine Fülle von interessanten Aufschlüssen gegeben, die sich zu ganz bestimmten serologischen Gesetzen zusammengruppieren.

In schier unglaublicher Variabilität werden bei Einverleibung irgend welcher Substanzen in den Körper neue Stoffe vom Organismus innerhalb der Blutbahn gebildet. Bei der Einverleibung von Bakterien bilden sich im Blutserum Stoffe, die im Reagenzglasversuch sich feindlich den Bakterien gegenüber verhalten und sie eventuell zur Abtötung bringen können. Die gleichzeitig mit den Bakterien hereingelangten giftigen bakteriellen Stoffwechselprodukte, die Toxine, führen zur Bildung anderer Stoffe, die zur chemischen Vereinigung mit den Toxinen drängen, um sie alsdann zu unschädlichen Verbindungen zu verändern. Die Einverleibung von artfremdem Serum erzeugt Stoffe, die im Reagenzglas das dem Einverleibten artgleiche Serum in Form feiner Flöckchen niederschlagen. Die Einbringung roter Blutzellen einer fremden Spezies läßt im Serum Stoffe entstehen, die im Versuch die roten Blutzellen eben dieser fremden Spezies der Auflösung und damit der Vernichtung anheimfallen lassen.

Nach solchen Tatsachen ist gewiß die Annahme berechtigt, daß auch die Einverleibung andersartigen, artfremden Zellmaterials im Blutserum des Empfängers Stoffe erzeugt, die diesen Zellen gegenüber sich feindlich verhalten. Eine solche Annahme steht durchaus im Einklang mit den festgestellten Tatsachen.

Als ein Fundamentalsatz der Transplantation muß daher betrachtet werden, daß

die Verpflanzung innerhalb desselben Individuums, die Autoplastik, die günstigsten Aussichten auf Erfolg hat,

daß die Autoplastik der Homoplastik, d. h. der Übertragung innerhalb derselben Spezies, aber zwischen verschiedenen Individuen, bei weitem überlegen ist, und schließlich

daß es eine wirksame Heteroplastik, d. h. eine Übertragung auf eine andere Spezies, zurzeit nicht gibt.

Oder mit anderen Worten: Dem Wesen des Vorgangs nach ist nur die Autoplastik und Homoplastik eine wirkliche Transplantation, während die Versuche der Heteroplastik nur im Sinne einer Fremdkörperimplantation aufzufassen sind. —

Nimmt man bei demselben Individuum oder innerhalb derselben Spezies lebendes Gewebe, das die Fähigkeit des Überlebens hat, und überträgt man es in schonender Art auf eine andere Stelle, so wird, wenn das Eigenleben der Zelle erschöpft ist, die Ernährung von der entsprechenden Gewebsflüssigkeit, die an die Außenfläche direkt, nach innen durch Diffusion herantritt, zunächst übernommen. Gewiß wird eine solche Ernährung nur das Notwendigste leisten können; sie wird gerade die Erhaltung ermöglichen; zur Betätigung intensiveren Lebens, zur Zellteilung und Gewebsproliferation wird sie nicht befähigen können. Und je dicker die überpflanzten Gewebsteile sind, um so schlechter werden die Chancen für die vom Wundbett weiter entfernt liegenden Zellgruppen sich gestalten. Während der Zeit aber dieser zur Erhaltung wenigstens von Teilen des Übertragenen hinreichenden Ernährung werden rasch von dem Bett her Gefäßsprossen gegen und in das Transplantat vordringen. Hierdurch ist der Anfang gegeben für die Neuvaskularisierung des überpflanzten Gewebes und damit für die definitive Erhaltung der jetzt noch lebenden Zellabschnitte. Ist dieser Vorgang erst bis zu einem gewissen Grade vorgeschritten, dann besitzen die überpflanzten leben gebliebenen Zellen reichliches Nährmaterial im Überfluß. Nunmehr vermögen sie zur höchsten Betätigung des Lebens, zur Zellvermehrung, zur Proliferation überzugehen. Eine wesentliche Aufgabe dieser Proliferation ist es, die Abschnitte des Überpflanzten, die aus örtlichen Gründen nach Erschöpfung des Eigenlebens dem Tode verfielen, zur Resorption zu bringen und durch lebendes gleichartiges Gewebe zu ersetzen.

Auf diesem Wege sehen wir nach nicht langer Zeit an der Stelle der Überpflanzung ein Gewebe, das mit der Umgebung im engsten organischen Zusammenhang steht, das lebt und wächst und das ein für diesen Ort neuer, lebender Anteil des Organismus geworden ist, fähig, jede ihm nach seiner Zellart zukommende Leistung zu erfüllen. —

Das ist in knappen Worten die Idee und der Vorgang der freien Gewebsüberpflanzung. —

Einige zusammenfassende Worte noch über den hauptsächlichsten Anwendungsbereich in der praktischen Chirurgie!

Man kann sich heutzutage kaum eine Vorstellung machen, wie schwierig sich in früheren Zeiten die Behandlung umfangreicher Hautdefekte gestaltete, wie solche nach schweren Weichteilverletzungen, nach Verbrennungen etc. beobachtet werden können. Der natürliche Heilungsvorgang vollzieht sich in der Weise, daß die gequetschten oder verbrannten, absterbenden Hautpartien vom Körper gelöst und abgestoßen werden und daß sich der Defekt mit Fleischwärzchen (Granulationen) ausfüllt, die von dem Bindegewebe der Tiefe her aufsprossen. Der normale Schrumpfungsprozeß, der

bei dem Übergang der Fleischwärzchen in älteres Narbengewebe sich einstellt, zieht die Wundränder zusammen und verkleinert den Defekt; gleichzeitig schiebt sich vom Rande her, von der Deckzellschicht (Epithel) der Umgebung eine neugebildete Deckschicht als zarter Saum auf die Fleischwärzchen herüber. Dieser natürliche Heilungsvorgang ist aber an bestimmte Grenzen gebunden, da sowohl die Schrumpfung des Bindegewebes als auch die Wucherung der Deckzellschicht nicht ins Ungemessene weitergehen kann. Sind bei aller Behandlung die genannten Kräfte erschöpft, so kann der Rest der Wunde, sich selbst überlassen, niemals zur Heilung gelangen. Ein chronisches Geschwür das ganze Leben hindurch ist dann das Endresultat. Als Beispiel solcher Zustände mögen hier nur die Abrißverletzungen der gesamten Kopfhaut, die Skalpierungen, wie sie in maschinellen Betrieben nicht selten beobachtet werden, Erwähnung finden.

Eine fundamentale Änderung in der Behandlung und in dem Schicksal solcher Kranken ist erst durch die Methode der freien Hautüberpflanzung eingetreten, die in der Idee auf *Reverdin* zurückgeht und die später von *Thiersch* im großen ausgebaut wurde.

An der kompletten Heilung solcher Wunden fehlte die Überhäutung, d. h. die abschließende Deckzellschicht. Das Problem war gelöst, wenn anderswo entnommene Deckzellen überpflanzt und zur Anheilung gebracht werden konnten. Die technische Seite ist einfach genug. Nimmt man mit einem scharfen Rasiermesser von anderen Körperstellen desselben Menschen oberflächliche Schichten der Deckzellschicht ab und überträgt sie auf solche granulierenden Defekte nach Fortnahme der Granulationen, d. h. nach „Anfrischung“ der Wunde, so heilt bei richtiger Handhabung die übertragene Schicht an. Ihr Eigenleben reicht aus, bis von dem Einpflanzungsboden aus erst die Gewebssäfte und dann einsprossende Gefäße die Erhaltung übernommen haben. Auf diesem Wege gelingt es schließlich, jede Weichteilwunde zum Verschluß zu bringen.

Gerade nun bei dieser Epithelüberpflanzung bestätigen sich die vorher berührten allgemeinen Transplantationsgesetze. Einen sicheren Erfolg gewährt nur die Überpflanzung von demselben Menschen (Autoplastik). Durchaus unsicher, ja nach den Anschauungen neuerer Autoren unmöglich ist die wirksame Überpflanzung von anderen Menschen (Homoplastik). Doch ist es nach Erfahrungen im Tierexperiment nicht ausgeschlossen, daß die Übertragung zwischen den nächsten Verwandten günstigere Chancen bietet. Völlig unmöglich ist eine wirksame Überpflanzung vom Tier auf den Menschen (Heteroplastik). Alle in dieser Beziehung in der Literatur vorhandenen Angaben gehören in das Gebiet der Fabel.

Gelingt es auch auf diesem Wege eine komplette Überhäutung zu erzielen, so sind doch die resultierenden Narben wegen der Dünnheit der überpflanzten Epidermisschicht zart und leicht verletzlich. Besonders an Körperstellen, die häufigen Gewalteinwirkungen ausgesetzt sind, macht sich die Verletzlichkeit unangenehm bemerkbar. In zweiter Linie ist auch der kosmetische Effekt der dünnen, blanken Narben nicht gerade ideal. Der

Wunsch nach einer vollkommeneren Narbengestaltung war danach verständlich. Er führte zu dem Verfahren der Überpflanzung von Hautstücken in ganzer Dicke (Epidermisschicht und Bindegewebsschicht eventuell mit anhaftendem Fettgewebe).

Gewiß ist hier die Aufgabe schwieriger. Je dicker die überpflanzte Haut, um so günstiger müssen die Chancen der nach außen gelegenen Deckschicht werden, auf deren Erhaltung alles ankommt. Zu einem Gelingen dieser Transplantation müssen daher die äußeren Bedingungen besonders günstig sein. Hierzu gehört: Entnahme nur von demselben Individuum, tadellose Beschaffenheit der Wundstelle und gute Zirkulationsverhältnisse in der Umgebung. Gelingt aber die Überpflanzung, so ist der mechanische und kosmetische Erfolg hervorragend; und bei richtiger Beschränkung der Indikation und guter Technik läßt sich in der Tat auf diesem Gebiete viel erreichen. So gelingt es im Gesicht z. B., große Defekte, die nach der Entfernung von Hautgeschwülsten, Hauttuberkulose oder entstellenden Muttermälern zurückgeblieben sind, durch entsprechend geformte, die ganze Dicke der Haut umfassende Partien, z. B. der Bauchhaut, mit bestem Erfolg zu decken.

Nach solchen Erfahrungen lag es nahe, auch mit der Transplantation von Schleimhaut einen Versuch zu machen. Zunächst war, da man sich auf die äußerlich frei liegenden Schleimhäute beschränkte, der Anwendungsbereich nur gering. Solche störenden Schleimhautdefekte kommen am ersten noch in der Augenbindehaut vor. Hier nun konnten allerdings mit der Übertragung von Schleimhautstücken, die der Mundschleimhaut entnommen wurden, ausgezeichnete Resultate erzielt werden. Die Störungen der Augenbewegung mit ihren unangenehmen Folgezuständen des Doppeltsehens etc. konnten auf diese Weise vermieden oder, wenn schon vorhanden, beseitigt werden.

Erst in allerneuester Zeit haben sich der Schleimhauttransplantation neue Wege erschlossen, und zwar dadurch, daß man auch die inneren Schleimhautauskleidungen in den Operationsbereich mit einbezog.

Nicht selten ist man als Chirurg vor die Aufgabe gestellt, für verloren gegangene oder unbrauchbare Teile schleimhautbedeckter Hohlorgane Ersatz zu schaffen. Als Beispiel führe ich die nach Verletzung oder im Gefolge der Tripperinfektion entstehenden narbigen Verengerungen der Harnröhre an, nach deren Entfernung mehr oder minder umfangreiche Defekte dieses Hohlorganes übrig bleiben. Zwar war auch die alte Chirurgie in der Behandlung solcher Fälle keineswegs hilflos; aber auch im Falle des Gelingens war die Behandlung sehr langwierig und recht schmerzhaft. Und in anderen Fällen ähnlicher Art, z. B. bei den Strikturen des Gallenausführungsganges (Ductus choledochus), schien die Aufgabe der Bildung eines neuen epithelbekleideten Röhrenganges tatsächlich unlösbar. Der Anfang zu einer neuen Ära auf diesem Gebiete ist dadurch gemacht worden, daß es gelungen ist, Harnröhrendefekte durch Überpflanzung von natürlichen Schleimhautrohren zu

überbrücken. Soweit es jetzt scheint, liefert das beste Material hierzu das Schleimhautrohr des gesunden Wurmfortsatzes desselben Menschen, in dessen Entfernung eine Gefahr oder ein Nachteil für den Patienten nicht erblickt werden kann. In eigenen noch unveröffentlichten Versuchen habe ich mich überzeugen können, daß die Magenschleimhaut in der Tat eine ganz außerordentliche Transplantationsfähigkeit besitzt, so daß sich für die Lösung der oben erwähnten Aufgabe neue Wege zu erschließen scheinen.

Gleichfalls den letzten Jahren verdanken wir die Ausbreitung der Methode der Transplantation auf das Fettgewebe, die Fascien und Sehnen. Zwar ist von einigen Chirurgen die Überpflanzung von Fettgewebe zu kosmetischen Zwecken schon früher ausgeführt worden. Berühmt geworden ist der Fall *Czerny*s, der bei einer Sängerin nach Entfernung einer größeren, gutartigen Geschwulst der Brustdrüse den Gewebsausfall dadurch deckte, daß er eine an anderer Stelle ihres Körpers vorhandene Fettgeschwulst in den Defekt einpflanzte. Das kosmetische Resultat, das in diesem Falle eine Existenzfrage war, wurde dadurch vorzüglich. Ein solcher Fall stellte damals und bis in die neueste Zeit ein Unikum dar. Erst in den letzten Jahren ist das Verfahren der Fettüberpflanzung sorgfältig studiert und systematisch ausgebaut worden. Dabei hat sich gezeigt, daß vor allen Dingen bei der Überpflanzung innerhalb desselben Individuums die wirksame Einheilung (mit Erhaltung des Lebens) leicht gelingt. So hat in der Tat die freie Fettüberpflanzung heutzutage in der kosmetischen Chirurgie eine große Bedeutung gewonnen.

Mit gleicher Sicherheit gelingt die Überpflanzung, wie die Neuzeit uns lehrte, auch bei den membranartigen Bindegewebslamellen (Fascien) und Sehnen. Auch hier konnte bei Übertragung innerhalb desselben Individuums (Autoplastik) eine fast vollkommene Erhaltung der zelligen Strukturen nachgewiesen werden; und selbst bei Überpflanzung zwischen verschiedenen Individuen derselben Spezies (Homoplastik) bleibt bei diesen anspruchslosen Gebilden genug am Leben, um das verloren gegangene leicht wieder zu ersetzen, so daß das Transplantat die geforderte mechanische Aufgabe zu erfüllen vermag.

Mit solchem Fascien- und Sehnenmaterial kann nun in verschiedenster Weise operiert werden. Besondere Bedeutung hat die Fascienüberpflanzung für die Operationen rückfälliger Brüche und ganz besonders für die Operationen von Narbenbrüchen gewonnen. In jenen verzweifelten Fällen, in denen man früher zur Einheilung von Silberdrahtnetzen schritt, ist heutzutage durch die Fascienüberpflanzung mit viel größerer Sicherheit das erwünschte mechanische Resultat zu erreichen. Von dem Ausbau der Sehnenüberpflanzung kann man speziell für den Ersatz verloren gegangener Fingersehnen noch manches Gute erhoffen.

Wie ich schon vorher andeutete, sind auf dem Gebiete der Knochentransplantation die ersten experimentellen Erfahrungen überraschend frühzeitig gemacht worden. Der Grund hierfür liegt neben der Dringlichkeit

des Bedürfnisses in dem Genie des Mannes, dem wir die Kenntnis von der eminenten biologischen Bedeutung der Knochenhaut (Periost) verdanken. Nach seiner Erkenntnis der Wichtigkeit der Knochenhaut für das Knochenwachstum und die Knochenregeneration, nach der Ausnutzung seiner Erfahrungen zur Ausbildung der subperiostalen Resektionen wandte sich *Ollier* der Erforschung der Transplantationsfähigkeit der Knochenhaut zu, und er konnte die enorme Lebenskraft und Leistungsfähigkeit der Knochenhaut auch bei der Transplantation feststellen. Damit war aber auch die Möglichkeit der Transplantation des Knochens, soweit er vom Periost gedeckt war, nahegelegt. Sie wurde durch neue Versuche *Olliers* sichergestellt. Wenn auch späterhin von histologischer Seite aus Zweifel an der Richtigkeit der *Ollier*schen Erfahrungen zum Ausdruck gebracht wurden und eine Zeitlang die Anerkennung der wissenschaftlichen Welt fanden, so ist doch durch neuere Untersuchungen die Richtigkeit der fundamentalen Grundsätze *Olliers* über jeden Zweifel erhoben worden.

In der Tat haben wir es bei dem Knochen, soweit er lebend und im Zusammenhang mit Periost und Mark entnommen wird, mit einem außerordentlich günstigen Material für die Transplantation zu tun. Zwar geht das überpflanzte Knochengewebe selbst zugrunde, wie auch die Bedingungen der Entnahme und Einpflanzung gestaltet werden mögen. Aber das anhaftende Periost und Mark bleibt am Leben und entfaltet sehr bald eine intensive Tätigkeit, eine ausgedehnte Knochenneubildung. Dieser neue Knochen wird nicht nur auf den überpflanzten, absterbenden abgelagert, sondern er durchwächst auch den alten Knochen, nachdem sich in diesem durch das Einwuchern und die resorbierende Arbeit des umgebenden Granulationsgewebes Lücken und Hohlräume verschiedener Ausdehnung gebildet haben. Durch immer fortgesetzten Abbau des alten Knochens und Ablagerung lebenden Knochens von dem hineingewucherten Periost und Mark aus wird im Laufe von Monaten das transplantierte, abgestorbene Knochengewebe durch neues, lebendes ersetzt. So finden wir nach längerer Zeit an der Stelle der Einpflanzung einen durchaus zum Gesamtorganismus gehörigen, lebenden, von lebendem Periost gedeckten Knochen, der jede ihm billigerweise gestellte mechanische Aufgabe erfüllen kann.

Mit dem Ersatz des transplantierten Knochengewebes ist aber die Aufgabe der deckenden Knochenhaut nicht erschöpft. Gerade wie bei der Knochenbruchheilung das vom Periost neugebildete, die Fragmente verkittende massenhafte Knochengewebe weiterhin entsprechend den Anforderungen der Statik umgebaut wird — nach Maßnahme des Gesetzes, daß das Knochengewebe überall da, wo es mechanisch zwecklos ist, resorbiert und da, wo es eine mechanische Aufgabe zu erfüllen hat, verstärkt wird — gerade so wird auch das am Orte der Transplantation entstehende lebende Knochenstück nach den Anforderungen der Statik umgebaut. Wir sehen es ganz allmählich die äußere Form und die innere Architektur gewinnen, die der ursprünglich hier liegende Knochen aufwies. Dies wunder-

bare Walten der Natur geht so weit, daß man z. B. bei dem plastischen Ersatz eines Mittelhandknochens durch eine dünne, periostgedeckte Knochenspange des Schienbeins nach Jahr und Tag auch im Röntgenbild kaum mehr sagen kann, welcher von den 5 Mittelhandknochen der transplantierte ist. Bis zu diesem Grade hat sich die Form der Struktur wieder hergestellt. Daß die Knochenhaut des weiteren die wichtige Aufgabe hat, die feste Verlötung mit dem knöchernen Lager, in das herein transplantiert wurde, herzustellen, soll nicht unerwähnt bleiben.

Auch für den periostgedeckten Knochen gelten aber natürlich die oben skizzierten Allgemeingesetze. Es ist verständlich und durch Erfahrung seitdem tausendfach erwiesen, daß der frische, periostgedeckte Knochen desselben Individuums das beste Material darstellt. Wegen der Anspruchslosigkeit der Knochenhaut — ähnlich wie bei den Fascien und Sehnen — läßt auch die homoplastische Knochentransplantation gute Resultate erzielen. Und da, wie vorher schon einmal bemerkt, die Knochenhaut die Fähigkeit des Überlebens in besonders hohem Maße besitzt, sind wir berechtigt, auch von der Knochentransplantation aus toten Individuen gleicher Spezies, also aus frischen Leichen Gutes erwarten zu dürfen — eine Annahme, die experimentell erwiesen werden konnte und die seitdem am Menschen häufig ihre praktische Bestätigung gefunden hat. Ebenso verständlich ist es aber auch, daß eine wirksame Transplantation vom Tier auf den Menschen nicht möglich ist. Solche Versuche sind den Einheilungen ausgekochter oder macerierter Knochen gleichzustellen. Bei solchen plastischen Versuchen handelt es sich in Wirklichkeit um eine Fremdkörperimplantation mit allen den oben erwähnten Gefahren und Nachteilen.

Was mit der freien Knochentransplantation geleistet werden kann, ist in der Tat erstaunlich. Ich sprach schon von dem Ersatz kranker oder verloren gegangener Fingerglieder und Mittelhandknochen durch Stücke der vorderen Schienbeinkante. Weiter können aber auch die umfangreichsten Defekte der großen Röhrenknochen mit Erfolg gedeckt werden. Als Beispiel mag der Ersatz eines ganzen Oberarmschaftes erwähnt werden, der wegen einer Geschwulstbildung entfernt werden mußte; das Resultat war ein unverkürzter, vollkommen gebrauchsfähiger Arm. So können Kieferdefekte gedeckt werden, wobei man mit Rücksicht auf die Form von Rippenstücken mit Vorteil Gebrauch machen kann. Mit Leichtigkeit können auch die größten Schädellücken, wie sie nach komplizierten Knochenbrüchen so häufig zurückbleiben, auf diesem Wege rasch und solide geschlossen werden. Es können falsche Gelenke überbrückt und zur festen Vereinigung gebracht werden; es können haltlose Gelenke an gelähmten Gliedern versteift werden u. a. m. Ja selbst in gefährdetem Terrain, in dem milde Infektionen kaum zu vermeiden sind, bei Fistelbildungen und Anwesenheit von Geschwüren ist die freie Knochenüberpflanzung keineswegs unmöglich, wie sich im Experiment und am Menschen nachweisen ließ. Zwar können dabei kleine Knochenstückchen ausgestoßen werden; der Hauptteil aber bleibt

dem Körper erhalten und vor allem bleibt die Knochenhaut in der Regel am Leben; damit ist die gestellte Aufgabe gelöst.

Dem Knochengewebe nahe steht das Knorpelgewebe, bei dem die Knorpelhaut die gleiche Bedeutung hat wie dort die Knochenhaut. Doch ist der Anwendungsbereich hier naturgemäß beschränkt. Am bekanntesten geworden ist die Deckung von Luftröhrendefekten, wie sie nach operativer Entfernung postdiphtheritischer und narbiger Luftröhrenverengerungen entstehen, durch die Einteilung entsprechender Rippenknorpelscheiben. Man kann durch dieses ausgezeichnete Verfahren in der Tat manchen unglücklichen jungen Menschen von seinem traurigen Kanülenleben erlösen.

Aber auch für den Gelenkknorpel, der der Knorpelhaut entbehrt, konnte ich experimentell die Transplantationsfähigkeit nachweisen. Sie beruht darauf, daß zum Unterschiede vom Knochengewebe am Gelenkknorpel selber wesentliche Anteile am Leben bleiben. Die Wucherung der lebengebliebenen Knorpelzellen sorgt für den Ersatz des Abgestorbenen.

Hierauf beruht in letzter Linie die Möglichkeit der Transplantation komplizierterer Art am Bewegungsapparat, die in den letzten Jahren berechtigtes Aufsehen erregt haben — ich meine die homoplastischen Gelenktransplantationen, die zuerst von *Lexer* und nach ihm von *Küttner*, *Enderlen* u. a. zur Ausführung gelangten. Hierbei werden flache (1 bis 2 Finger dicke) Scheiben von beiden das Gelenk zusammensetzenden Knochenenden samt den wichtigsten sie verbindenden Bändern im Zusammenhange aus amputierten Gliedern oder aus frischen Leichen entnommen und in die vorher präparierten Defekte übertragen.

Das Verfahren ist angewandt worden bei der operativen Entfernung von Gelenken wegen bösartiger Geschwülste und zur Beseitigung der knöchernen Versteifung von Gelenken.

Es ist als ein Triumph menschlicher Kunst zu bezeichnen, daß solche Gelenküberpflanzungen in der Tat zu einem vollkommen funktionellen Resultat geführt haben, zu einem Resultat, das nunmehr in mehreren Fällen sich schon jahrelang erhalten hat. Es gibt wohl kaum einen schöneren Beweis der Ausdehnungsfähigkeit der Transplantationstechnik wie den Fall *Küttner*s, bei dem wegen einer größeren Geschwulst das obere Drittel des Oberschenkels samt Gelenkkopf entfernt wurde und durch das entsprechende Stück einer Leiche (11 Stunden nach dem Tode entnommen, 24 Stunden in Kochsalzlösung aufbewahrt) ersetzt wurde. Der betreffende Patient konnte 10 Monate später mit beweglichem Hüftgelenk und festem Oberschenkel frei herumlaufen.

Ob die Versuche, das Verfahren auch auf die Fälle frischer Gelenktuberkulose schwererer Form auszudehnen, allgemeine Anerkennung und Nachahmung finden werden, muß erst die weitere Zukunft lehren. —

Die außerordentliche Entwicklung der technischen Seite in der Chirurgie hat zu immer minutiöseren Aufgaben geführt. Einen der Endpunkte in

dieser Richtung finden wir in der Technik der zirkulären Gefäßnaht. Es hat sich als ausführbar erwiesen, durchschnittene Blutgefäße bis herunter zu einem Durchmesser von $1^1/_2$ *mm* durch kunstvolle Naht unter Gebrauch feinster Instrumente zirkulär so exakt zu vereinigen, daß der Blutstrom die Nahtstelle ungestört passieren konnte. Diese Technik mußte auch befruchtend einwirken auf die Methoden der freien Überpflanzung, und zwar in doppelter Richtung. Erstlich konnte mit Berechtigung die Frage nach der Möglichkeit der Blutgefäßüberpflanzung aufgeworfen werden; und zweitens mußte es mit Hilfe der zirkulären Gefäßnaht berechtigt erscheinen, die Transplantationsfähigkeit ganzer Organe zu versuchen. Denn wenn man das zuführende und das abführende Gefäß eines solchen Organs durch die zirkuläre Gefäßnaht an den Blutkreislauf des Empfängers anschloß, so konnte mit der Möglichkeit einer Erhaltung des Organes und einer Erhaltung seiner Funktion mit Berechtigung gedacht werden.

Ein sorgfältiges Studium hat gezeigt, daß die freie Blutgefäßtransplantation in der Tat mit gutem Erfolg ausführbar ist, während das Problem der Organüberpflanzung daran scheitert, daß die Homoplastik, die allein eine praktische Perspektive eröffnen würde, einen Erfolg nicht bringt.

Hierüber noch einige Worte.

Nimmt man ein größeres Blutgefäß, gleich ob Arterie oder Vene, und überpflanzt es zwischen zwei Gefäßstümpfe desselben Organismus, so läßt sich leicht nachweisen, daß das überpflanzte Gefäßstück am Leben bleibt und unter günstigen Bedingungen den Blutstrom dauernd vom centralen in den peripheren Stumpf überleitet. Und pflanzt man Venen in Arteriendefekte ein, so bläht sich zwar die Vene unter dem wesentlich stärkeren arteriellen Blutdruck zunächst in beängstigender Weise auf, in kurzer Zeit aber erfolgt eine so wesentliche kompensatorische Verdickung der Venenwandung, daß das implantierte Venenstück mehr und mehr einer Arterie gleicht — auch hier also wieder das wunderbare Vermögen des belebten Körpers, seine Teile nach dem vorliegenden Bedürfnis umzugestalten! Weiter haben die Experimente gezeigt, daß auch bei homoplastischer Überpflanzung eine Erhaltung des kontinuierlichen Blutstromes möglich ist, wenn auch die Gefahr der Verstopfung des Gefäßlumens durch Gerinnsel hier wesentlich höher ist als bei der autoplastischen Überpflanzung.

Zur praktischen Anwendung dieser Blutgefäßverpflanzung wird sich für den Chirurgen nur selten Gelegenheit bieten. Es wird aber immer hie und da Fälle geben, in denen von dieser Methode in der Tat viel für den Patienten abhängt. So entstehen gelegentlich nach Verletzung der großen Stammarterien Vorstülpungen der Blutgefäßnarben, die zu unaufhörlich wachsenden Blutsäcken (Aneurysmen) führen. Ein solches Aneurysma, z. B. der Schenkelarterie, wächst unaufhörlich und muß daher, um den Patienten am Leben zu erhalten, operativ entfernt werden. Nimmt man diese Operation nach alter Art so vor, daß man unter Entfernung des Sackes die

zu- und abführende Arterie unterbindet, so wird die Ernährung des von der Schenkelarterie gespeisten Beines sehr in Frage gestellt. In manchen Fällen wird der Verlust einer genügenden Ernährung zum Tode, zum Brande und zum Verlust des Gliedes führen. Verbindet man dagegen zentralen und peripheren Stumpf der Schenkelarterie mittelst einer überpflanzten größeren Vene desselben Individuums — und solche Operationen sind in der Tat ausgeführt worden — so ist bei guter Technik das Leben des Gliedes gesichert.

Mit Rücksicht auf die praktische Verwendbarkeit ungleich bedeutungsvoller muß das Problem der Organüberpflanzung erscheinen. Wäre es möglich, verbrauchte oder kranke Organe durch jugendfrische, gesunde, vielleicht von tödlich Verletzten zu ersetzen, so würden sich der modernen Chirurgie schier unabsehbare Perspektiven eröffnen.

Leider ist uns zunächst das verlockende Ziel unerreichbar. Tausendfache Versuche haben gezeigt, daß das Problem der Organtransplantation an der Empfindlichkeit der Organzellen scheitert. Wohl ist es möglich, autoplastische Organüberpflanzungen mit Erfolg vorzunehmen. Man kann z. B. eine Schilddrüse samt zuführenden und abführenden Gefäßen entfernen und sie entweder an derselben Stelle oder an einer anderen Stelle desselben Individuums mit bestem Erfolg transplantieren, wenn man die Gefäße wieder in Kommunikation mit dem Gefäßsystem an der Einpflanzungsstelle bringt. Allein nicht in dieser Autoplastik liegt das zu erreichende Ziel. Operieren wir aber unter homoplastischen Bedingungen, so sehen wir, daß die überpflanzten Organzellen auch dann zugrunde gehen, wenn bei der Nachuntersuchung sich die Durchlässigkeit der Gefäße an den Nahtstellen erweisen ließ. Es sind eben, wie es scheint, die Organzellen der homoplastischen Überpflanzung auch unter den günstigsten Bedingungen nicht zugängig. Sie können aus dem Blute des anderen Individuums, selbst bei gleicher Spezies, nicht die Stoffe gewinnen, die sie zu ihrer Erhaltung brauchen. Daß die gleichen Gesetze auch für den Menschen gültig sind, zeigen am schönsten die Erfahrungen *Enderlens*, der frisch gewonnene menschliche Schilddrüsen in die Achselhöhle solcher Kranker, die die bekannten, durch Schilddrüsendefekte bedingten Ausfallserscheinungen (Kretinismus) zeigten, unter Gefäßanschluß zur Einheilung brachte. Er konnte in allen Fällen den allmählichen Schwund des überpflanzten Organes feststellen; ebenso blieb die erhoffte Wirkung aus.

Das gleiche Resultat haben auch die Versuche der Überpflanzung der wichtigsten Exkretionsorgane, der Nieren, ergeben. Man kann wohl die samt Gefäßen herausgenommenen Nieren bei demselben Tier durch Einnähen ihrer Gefäße in die großen Beckengefäße und Einpflanzen der Harnleiter in die Blase lebend und funktionstüchtig erhalten; eine solche Niere vermag sogar nach Herausnahme der anderen Niere das Leben des Tieres zu erhalten. Nicht aber gelingt die homoplastische Transplantation, auch dann nicht, wenn man beide Nieren mit den daranhängenden Stücken der Aorta und Vena cava und beiden Harnleitern überträgt. Die

Tiere sterben und die Nieren zeigen histologisch die schwersten zellulären Schädigungen.

Wie jedem menschlichen Tun, so ist auch den chirurgisch-konservativen Bestrebungen, und damit dem Verfahren der freien Transplantation eine Grenze gesteckt. Nicht jede Aufgabe wird der Lösung zugänglich sein. — —

Ein ungeahnter Fortschritt und reicher Erfolg hat der letzten Jahre Arbeit gekrönt. Auf das Erreichte stolz zu sein, hat die chirurgische Wissenschaft ein Recht. Aber der Erfolg darf nur ein Ansporn sein zum weiteren Ausbau, an dem die deutsche Chirurgie, wie bisher, so auch weiterhin, den lebhaftesten Anteil nehmen wird.

Druck von Gottlieb Gistel & Cie., Wien, III., Münzgasse 6.

